74078

DER BAU DES COMPLEXAUGES VON ASTACUS FLUVIATILIS (POTAMOBIUS ASTACUS L.)

EIN BEITRAG ZUR MORPHOLOGIE DER DECAPODEN

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER KÖNIGL. UNIVERSITÄT MARBURG

VORGELEGT VON

HILRICH BERNHARDS
AUS LEER (OSTFRIESLAND)

MIT 18 FIGUREN IM TEXT

MARBURG
1915

Angenommen von der Philosophischen Fakultät der Universität Marburg
am 22. November 1915

Berichterstatter: Geh. Regierungsrat Prof. Dr. KORSCHELT

(Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie«, Bd. CXVI, Heft 4.)

MEINER LIEBEN MUTTER
UND DEM ANDENKEN
MEINES TEUREN VATERS

Inhalt.

Seite

Einleitung. Kurzer Literaturüberblick 650
Material und Methode 651
I. Allgemeiner Bau des Auges 652
II. Der Bau der Augenkeile 655
A. Dioptrischer Apparat 655
Die Cornea 655
Die Corneazellen 659
Die Kristallkegel 660
B. Recipierender Apparat 666
Die Retinulazellen 666
Das Rhabdom 668
Anhang: Bildungszone des Auges 674
C. Pigment und Pigmentwanderung 677
Die Hauptpigmentzellen 677
Die Tapetumzellen 680
Die Pigmentwanderung 681
III. Der Bau der Ganglien 690
A. Allgemeine, kurze Beschreibung 690
Die vier Ganglien 690
Die Basalmembran 690
Der suboculare Raum 692
Bindegewebe, Blutgefäße, Muskulatur 693
B. Genauere Darstellung der Histologie 694
Die Ganglienzellen 694
Das I. optische Ganglion 697
Die Ganglien II, III, IV 701
Literaturverzeichnis 705

Einleitung.

Die nachfolgende Arbeit bildet eine Fortsetzung der bisher im Marburger Institut erschienenen Untersuchungen an *Astacus fluviatilis*. Trotz der vielen in den letzten zwei Jahrzehnten erschienenen Veröffentlichungen über die Komplexaugen der Arthropoden. insbesondere der Crustaceen, erschien es wünschenswert, die sich vielfach widersprechenden Angaben nachzuprüfen und zu ergänzen. In der vorliegenden Arbeit ist versucht worden, eine eingehende und zusammenfassende Beschreibung des Komplexauges von *Astacus fluviatilis* zu liefern. Dies schien ferner schon insofern berechtigt, als die letzte Untersuchung über das Auge dieses Krebses aus dem Jahre 1895 (PARKER) stammt und seither manche neue Gesichtspunkte zur Beurteilung dieser kompliziert gebauten Organe hinzugekommen sind. Zur Orientierung über die bisher erschienenen Ergebnisse sei ein kurzer, historischer Überblick gegeben.

Die älteste Arbeit über den Bau des Komplexauges von *Astacus fluviatilis* rührt her von JOHANNES MÜLLER (1829), der trotz der einfachen Hilfsmittel schon recht bemerkenswerte Resultate erzielte. MÜLLER lieferte eine gute Beschreibung der Kristallkegel; er erkannte ferner die Bedeutung der Retina und des Pigmentes und verwertete diese Beobachtungen zu der berühmten Theorie vom »musivischen Sehen«.

Die Befunde MÜLLERS wurden erst nach verhältnismäßig langer Zeit bestätigt von GOTTSCHE (1852), LEYDIG (1855, 1857, 1864) und M. SCHULTZE (1868), die alle drei die Kenntnis der morphologischen Verhältnisse des Komplexauges des Flußkrebses sehr förderten. Die Untersuchung von M. SCHULTZE ist besonders deshalb wertvoll, weil er sehr genau den Bau der Kristallkegel beschrieb und ferner als Erster die »Plättchenstruktur« des Rhabdoms erkannte.

GRENACHER, dessen Veröffentlichung (1879) für die Kenntnis der Arthropodenaugen doch von so großer Bedeutung ist, hat sich nur nebenbei mit dem Flußkrebs beschäftigt; ihm gelang es jedoch die Siebenzahl der Retinulazellen auch bei diesem Krebs festzustellen. CARRIÈRE (1885), der in seinem Buche »Die Sehorgane der Tiere« einen Überblick über den Bau der Augen fast sämtlicher Tierklassen gibt, hat gleichfalls vom *Astacus*-Auge nur eine kurze Beschreibung gegeben, die aber durch gute Abbildungen erläutert wird. Er hat ferner ganz einwandfrei festgestellt (1889), daß die Cornea von nur zwei Corneazellen ausgeschieden wird, und macht noch einige Bemerkungen über das zwischen den Retinulae liegende Tapetum, welches die früheren Autoren nicht gesehen hatten.

Die darauf folgende Veröffentlichung von SZCZAWINSKA (1890) ist nur insofern von Bedeutung, als sie die von STEFANOWSKA (1889) zuerst beschriebene Erscheinung der Pigmentwanderung auch beim Flußkrebs feststellen kann. Ihre Beobachtungen wurden bald darauf (1891) von EXNER bestätigt und erweitert.

Während in allen diesen Arbeiten der Bau des Komplexauges von *Astacus fluviatilis* nur nebenher in den Kreis der Betrachtung gezogen wurde, handelt die ausführliche und grundlegende Untersuchung von PARKER (1895) speziell vom Auge des Flußkrebses.

PARKER, der in einer Reihe von Veröffentlichungen (1890—1899) verschiedene Krebsaugen beschrieben hat, lieferte als Erster (1895) auf Grund der neuen EHRLICHschen Methylenblaumethode eine genaue Beschreibung der vier Ganglien vom Flußkrebs. Er studierte ferner mit Hilfe der GOLGIschen Silbernitratmethode sehr gründlich den Bau des Rhabdoms und wies im besonderen die Existenz von Stiftchensäumen nach.

Nach PARKER beschäftigte sich nur noch ROSENSTADT (1896) mit dem Bau des Auges von *Astacus*; dann aber erschien bis zur Neuzeit keine Arbeit mehr über das Auge dieses Krusters. Über nahe verwandte Decapoden, wie *Palaemon squilla*, *Carcinus maenas* ... usw. wurde sehr viel gearbeitet. Es seien nur erwähnt die Untersuchungen von RADL (1900, 1902), HESSE (1901, 1908), SCHNEIDER (1902), DOFLEIN (1904), R. DOHRN (1908), TROJAN (1912), LEDER (1914).

Auf alle andern in Betracht kommenden Arbeiten soll bei Besprechung der einzelnen Teile des Auges näher eingegangen werden.

Material und Methode.

Als Material für meine Untersuchungen dienten mir zuerst ausgewachsene Flußkrebse (*Astacus fluviatilis*) von 10—15 cm Länge, die sehr leicht zu bekommen sind. Die Hauptschwierigkeit bestand nun darin, eine geeignete Konservierungs- und Einbettungsmethode zu finden, um den durch Einlagerung von kohlensaurem Kalk äußerst festen Augenstiel in bis 5 μ dünne, für feine histologische Untersuchungen brauchbare Schnitte zu zerlegen. Ich versuchte zu konservieren mit ZENKERS Gemisch, PERÉNYscher Flüssigkeit und verschiedenen Sublimat-, Sublimat-Eisessig- ... Lösungen, wie sie von andern Autoren zur Konservierung von Arthropodenaugen angegeben wurden. Um ein besseres Eindringen der Konservierungsflüssigkeit zu ermöglichen — denn der Augenstiel wie auch die Cornea waren fast vollkommen undurchlässig — brannte ich mit einer weißglühenden Nadel kleine Öffnungen in den Augenstiel, oder ich habe diesen mit einer sehr feinen Laubsäge direkt unter der Cornea angesägt. (RÖSELER und LAMPRECHT geben an, man könne mit einem Rasiermesser Stücke vom Auge und der Cornea abschneiden, was aber mir ohne starke Schädigung der Gewebe niemals gelungen ist.)

Zu entkalken versuchte ich mit stark verdünnten, wässrigen Lösungen von HNO_3, Trichloressigsäure, HENNINGS Gemisch und vielen andern Entkalkungsflüssigkeiten. Durch die Berührung des kalkhaltigen Augenstieles mit den Säuren entstanden aber im Innern des Auges viele Gasblasen (Kohlensäure), die sehr schwer zu entfernen waren und ein nur unvollkommenes Eindringen der Einbettungsflüssigkeit ermöglichten. Zur Einbettung dienten mir die Celloidin-, Nelkenöl-Collodium- und verschiedene Paraffinmethoden, doch habe ich mit Hilfe der obenerwähnten Methoden, die oft recht zeitraubend waren, keine brauchbaren Schnitte erhalten können. Nach meiner Ansicht scheiterten alle Versuche wohl an dem ungemein harten, dicken Augenstiel, der nicht genügend entkalkt werden konnte, ohne daß gleichzeitig die sehr zarten Gewebe des Auges zu stark angegriffen und so für histologische Zwecke unbrauchbar wurden. Diese tech-

nischen Schwierigkeiten wären sofort beseitigt gewesen, wenn mir frisch gehäutete Krebse, »Butterkrebse«, zur Verfügung gestanden hätten. Es ist aber sehr schwer und erfordert viel Erfahrung, um ausgewachsene Krebse in der Gefangenschaft zur Häutung zu bringen. Besser ist mir dies gelungen bei 3—5 cm großen, ungefähr einjährigen Krebsen, die aber wieder schwer zu beschaffen sind. Diese kleinen Krebse lassen sich in gut eingerichteten und häufig durchlüfteten Aquarien leicht züchten, und sie häuten sich zum ersten Male schon Anfang oder Mitte Mai.

Das Konservieren und Schneiden der Augen dieser kleinen »Butterkrebse«, die einige Stunden nach der Häutung getötet wurden, machte fast keine Schwierigkeiten. Die besten Erfolge erzielte ich mit dem Maximowschen Gemisch und auch mit kaltem Sublimat-Eisessig (5% Eisessig), den ich 3—5 Stunden einwirken ließ. In der Maximowschen Flüssigkeit verblieben die Augen 24 Stunden, wurden dann 24 Stunden in fließendem Wasser ausgewaschen und ebenfalls 24 Stunden mit Jodalkohol (60%) behandelt. Eingebettet habe ich mit gewöhnlichem, schwer schmelzbarem Paraffin (58°); als Zwischenmedium diente Xylol. So behandelte Augen konnten leicht in dünne (5 μ) Schnitte zerlegt werden. Als notwendig erwies sich jedoch, jeden Schnitt gründlich mit Mastix-Collodium zu bepinseln.

Die Färbung der Schnitte erfolgte meistens mit Haemalaun, Safranin und Delafields Alaunhämatoxylin; als Plasmafarbe diente Eosin und Säurefuchsin. Recht gute Erfolge zeitigte ferner das Heidenhainsche Eisenhämatoxylin, mit dem die Präparate nach 24stündigem Beizen über 48—60 Stunden gefärbt wurden. Diese stark überfärbten Schnitte wurden dann mit stark verdünnter Eisenalaunlösung so weit differenziert, daß die Färbung der chromatischen Kernsubstanzen fast verschwunden war. Trotz dieser langen Differenzierung zeigten sich viele Neurofibrillen tiefschwarz gefärbt, so daß das Studium der Ganglien sehr erleichtert wurde (vgl. S. 669, S. 700).

Als Entpigmentierungsflüssigkeit benutzte ich das von Rosenstadt (1896) angegebene Gemisch von 150 T. dest. Wasser, 3 T. HNO_3, 3 T. HCl., das mit den Schnitten mehrere Stunden in den Thermostaten (58°) gestellt wurde. Das Pigment war vollkommen entfernt, und die Schnitte hatten in keiner Weise durch diese Behandlung gelitten.

Um einzelne Teile des dioptrischen Apparates besser zu erkennen, gebrauchte ich eine 0,005% wäßrige Lösung von Chromsäure als Isolationsflüssigkeit. Die Einwirkungsdauer wechselte, je nach Größe, zwischen 1—8 Tagen. Eine ständige Erwärmung (25°) beschleunigte die Isolierung der einzelnen Teile, die mit unverdünntem Carmin gefärbt wurden.

Auf andre speziellere Einzelheiten soll bei Besprechung der einzelnen Teile des Auges eingegangen werden.

I. Allgemeiner Bau des Auges.

Astacus fluviatilis besitzt ein Paar gestielte Augen, die mit ihrem proximalen Ende derart an dem Körper befestigt sind, daß sie von oben nach unten und von innen nach außen frei beweglich sind. Ihre Ansatzstellen befinden sich (Keim 1915, Fig. 6, 8) unter der Verschmelzung der rechten und linken Seite des Rostrums mit dem Kopfschilde. Gewöhnlich ragen die Augenstiele fast in ihrer ganzen Länge unter den

von den Seiten des Rostrums und dem Kopfschilde gebildeten Winkeln hervor (Keim 1915, Fig. 6), während sie durch Kontraktion der Augenmuskeln (Schmidt 1915) so weit in die von Rostrum und der rostraden Seite des Kopfschildes gebildeten Höhlung zurückgezogen werden können, daß nur noch die Cornea sichtbar ist.

Sie haben die Form eines dorso-ventral abgeplatteten Cylinders, dessen freie, distale Seite fast kreisförmig abgerundet ist. Das proximale Ende dagegen verdickt sich allmählich zu einem ringförmigen Wulst, an den sich eine dünne Gelenkhaut ansetzt. Diese ist mit

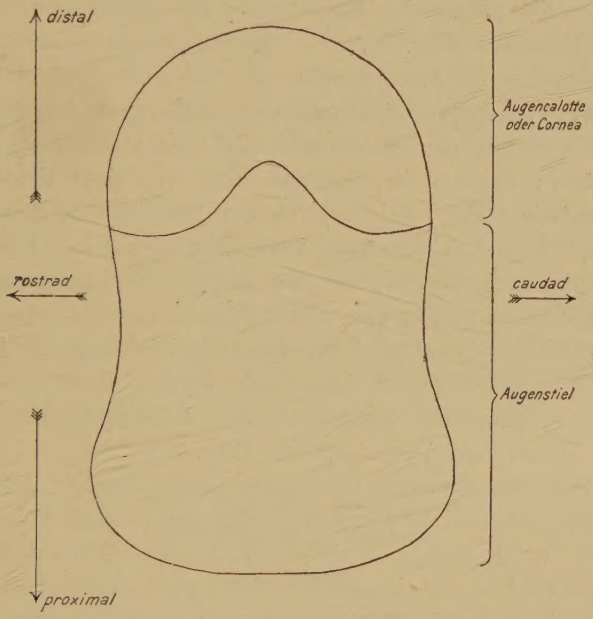


Fig. 1 a.
Schema eines rechten Komplexauges.

einem weichen Chitinring verbunden, der die beiden Augenstiele verbindet (siehe Schmidt 1915, S. 198, Fig. 10).

An einem Augenstiel lassen sich bei äußerer Betrachtung die »Augencalotte« (nach Dohrn 1908) oder Cornea und der eigentliche Stiel unterscheiden.

Die Cornea hebt sich wegen ihrer fast schwarzen Färbung, die durch das Iris- und Retinapigment hervorgerufen wird, und wegen der Facettierung ohne weiteres von dem Stiel ab (Schmidt 1915, Fig. 10). Sie bedeckt in etwas ungleichmäßiger Weise das distale, fast halbkugelförmig abgerundete Ende des Augenstieles; an den beiden Seiten

erstreckt sich die Cornea (Fig. 1b) ziemlich tief proximalwärts, während sie auf der dorsalen und ventralen Seite distal eingebuchtet ist. Die Cornea gibt ferner die Lage des aus vielen Einzelaugen bestehenden Komplexauges an.

Um bei der weiteren Beschreibung des allgemeinen Baues jede Region und jede Lage der Schnitte durch das Auge genau bestimmen zu können, sollen zuvor die vorkommenden Ausdrücke näher bestimmt und bezeichnet werden.

Die Verbindungslinie des distalen Punktes der Cornea mit dem Mittelpunkt des proximalen Endes des Augenstieles heißt Längsachse oder »Augenachse« (Fig. 1a, 17). Da nun keine oder nur äußerst geringe Rotation des Auges möglich ist (Schmidt 1915, S. 200), kann die Cornea in vier, stets eindeutig bestimmte Regionen eingeteilt werden. Man kann unterscheiden ein dorsales und ventrales Gebiet, ferner eine dem Rostrum zugewandte rostrade und eine dem Schwanz zugekehrte caudade Seite. (Die von Dohrn 1908 für die Bezeichnungen rostrad und caudad gebrauchten Ausdrücke medial und lateral treffen beim Flußkrebs nicht zu, da die Augenachse nicht parallel zur Körperachse verläuft [Schmidt 1915, Fig. 2].)

Distal und proximal wird angewandt in Richtung der Augenachse (Fig. 1a); für die einzelnen Augenkeile werden diese Bezeichnungen gebraucht im Sinne der Längsachse der Augenkeile mit der Basalmembran (*Ba.M*) als Ausgangspunkt (Fig. 15).

Ein Hauptlängsschnitt bezeichnet einen Schnitt, dessen Ebene in der Augenachse und der Verbindungslinie der caudaden und rostraden Seite liegt. Es ist nun noch ein andrer Längsschnitt möglich, dessen Ebene zwar auch in der Augenachse liegt, aber zweitens noch in einer dorso-ventral verlaufenden Verbindungslinie. Ein solcher Nebenlängsschnitt wurde nicht abgebildet, da auf einem Hauptlängsschnitt (Fig. 17) die fast ellipsoid geformten Ganglien in Richtung der Hauptachse der Ellipse getroffen sind.

Das Komplexauge (syn. Facettenauge) besteht, um nun in der Beschreibung des allgemeinen Baues fortzufahren, aus vielen Einzelaugen, die Doflein (1904) sehr zutreffend als »Augenkeile« bezeichnet, da die Ausdrücke Omma, Ommatidium usw. »leicht mit der theoretischen Entstehung des Komplexauges verknüpft werden«.

Jeder Augenkeil (Fig. 15) besteht aus dem bildproduzierenden oder dioptrischen und dem bildaufnehmenden oder recipierenden Apparat. Der erstere setzt sich zusammen aus der Cornea (*Co*), dem Ausscheidungsprodukt von zwei Corneazellen (*Co. Z*), und aus

dem Kristallkegel (*Kr.Ku* + *Kr.Kō* + *Kr. St*), der aus vier Kristallzellen besteht, die je von einer Bildungszelle (Fig. 4, Fig. 2 *Kr. Z*) ausgeschieden werden. Der recipierende Apparat oder die Retinula (*Re*) besteht aus mehreren Sehzellen (Retinulazellen), die ihrerseits wieder das in der Mitte gelegene Rhabdom (Fig. 16 *Rh*) bilden.

Die Augenkeile liegen an dem distalen Ende des Auges (Fig. 17) und umfassen zusammen das Gebiet der Augencalotte (vgl. Fig. 1a). Gegen die anderen im Augenstiel liegenden Organe sind sie abgetrennt durch die Basalmembran (*Ba.M*), die längs der proximalen Enden der Retinulae verläuft (Fig. 17).

Außer den Augenmuskeln und dem Bindegewebe befinden sich in dem Augenstiel (Fig. 17) vier optische Ganglien; das der Retina am nächsten gelegene möchte ich als I. bezeichnen und dann proximal die andern mit II., III., IV. Der Nervus opticus (*N.opt*) folgt also in proximaler Richtung auf das IV. Ganglion.

In dem folgenden Teil der Arbeit (S. 655—674) sollen die dioptrischen (S. 655—665) und recipierenden Organe (S. 666—674) beschrieben werden; auf diese folgt eine Beschreibung des Pigmentes und der Pigmentwanderung (S. 677—690). Der dritte Abschnitt (S. 690 bis 704) enthält außer einer genauen Darstellung des Baues der Ganglien (S. 694—704) eine kurze Übersicht der übrigen Gewebe (Muskulatur, Blutgefäße, Bindegewebe, ...) des Auges (S. 690—694).

II. Der Bau der Augenkeile.

A. Dioptrischer Apparat.

Die Cornea.

Die Cornea überzieht den distalen Teil des Augenstieles und ist ohne weiteres bei äußerer Betrachtung an der Facettierung zu erkennen. Sie setzt sich zusammen aus den Corneafacetten der einzelnen Augenkeile.

Die Corneafacetten (Fig. 1b *Co.F*) haben fast überall gleiche Größe und gleiche quadratische Form; nur an den Augenrändern, d. h. dem Übergang der Cornea in den Augenstiel zeigen sie eine wechselnde Gestalt, die manchmal einem unregelmäßigen Vieleck ähnelt, manchmal aber sind die Seiten gebogen und die Ecken abgerundet.

Die Zahl der Facetten d. h. also auch der Augenkeile ist eine stark wechselnde bei verschieden großen Krebsen, ebenso ändert sich ihre Größe mit dem Wachstum dieser Tiere, wie aus folgender Tabelle hervorgeht.

[1] Länge des Krebses	Zahl der Facetten	Größe der Facetten
1 cm	635	22 μ
3 »	1625	35 μ
4,5 »	1930	46 μ
10 »	2275	60 μ
13 »	3050	65 μ

(Gezählt habe ich die Facetten in der von Zimmermann (1914) angegebenen Methode mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates.)

Zu beantworten wäre nun die Frage, wo die Neubildung der Facetten stattfindet; insbesondere ob die Wachstumszone ringförmig zwischen Augencalotte und Stiel eingeschaltet ist oder ob sie nur einen Teil des Augenrandes einnimmt.

Der Übergang von der Cornea in den Augenstiel wird auf der dorsalen, ventralen und caudaden Seite nur vermittelt durch einige unregelmäßig geformte Facetten; auf der rostraden Seite jedoch liegen zwischen den Facetten, die auch hier nicht gleichmäßig geformt sind, und dem Augenstiel viele undifferenzierte Zellen (vgl. Parker 1895, Fig. 33). Diese finden sich ausschließlich an der rostraden Seite und sind als Bildungszellen anzusehen. Das Wachstum der Cornea müßte dann also hauptsächlich an der rostraden Seite des Auges stattfinden, was auch wirklich zutrifft.

Parker (1895, S. 9, 57) hat durch Zählungen festgestellt, daß beim ausgewachsenen Flußkrebs die Cornea doppelt so breit ist als lang; in caudad-rostrader Richtung zählte er 58 Facetten, während in der dorso-ventralen Verbindungslinie nur 31 vorhanden waren. Bei einem ganz jungen Krebs ergab eine Zählung 27 in der ersten und 29 in der zweiten Richtung. Diese Untersuchungen hat er noch bei mehreren Krebsen von verschiedener Größe fortgesetzt und ist stets zu dem obenerwähnten Ergebnis gekommen.

Die vielen Corneafacetten liegen nicht willkürlich nebeneinander, sondern sind in folgender Weise nach einem bestimmten System angeordnet. Jede einzelne quadratische Corneafacette ist umgeben von vier andern Facetten derart, daß jede ihrer Seiten mit einer in ganz geringem Abstande parallel laufenden Seite der Nachbarfacetten verschmolzen ist (Fig. 1b). Sie sind, wie Trojan (1913) es sehr richtig nennt, in »zwei sich unter rechten Winkeln kreuzenden Systemen von Bogenlinien« angeordnet. Die Bogenlinien des einen Systems verlaufen von der (rostraden) vorderen, dorsalen zur (caudaden) hinteren,

[1] Die Länge des Krebses ist gemessen in Richtung der Längsachse von der Spitze des Rostrums bis zum äußersten Ende des Telson.

ventralen Seite, die des anderen Systems beginnen an der hinteren, dorsalen Seite und gehen zur vorderen, ventralen (Fig. 1b; Schmidt 1915, Fig. 10).

Diese Anordnung hat schon Parker (1895, S. 8) gesehen, er hat sie als »the tetragonal system« beschrieben (1890, S. 60). Doch trifft diese Felderung nicht zu für die ganze Cornea, denn sie ist ja nur möglich für quadratische Facetten und beim Flußkrebs nehmen diese doch an den Augenrändern eine unregelmäßige Gestalt an. Von der dorsalen und ventralen Seite betrachtet, erscheinen die Facetten in dem unteren Teil dann angeordnet nach zwei Systemen konzentrischer Bogenlinien. Die beiden Mittelpunkte der Systeme, welche auf der rechten und linken Seite liegen, sind so nahe beieinander, daß deutlich eine Kreuzung der beiden Bogenliniensysteme zu erkennen ist. Diese Anordnung hat Parker (1895) übersehen, sie ist jedoch nach Trojan (1913) auch bei *Palaemon squilla* vorhanden.

Fig. 1b.
Aufsichtsbild von vier Corneafacetten des distalen Teiles der Cornea. Die Facetten sind lange in Kalilauge ausgekocht und in Wasser betrachtet. *Co.F.* Corneafacette.

Wie schon erwähnt, haben die meisten Corneafacetten im Querschnitt eine fast quadratische Form (Fig. 1b). Wenn man nun die Cornea lange in Kalilauge auskocht und in Wasser untersucht, sieht man im Aufsichtsbilde ein helleres Band, das die vorderen (rostraden) und hinteren (caudaden) Ecken der einzelnen Facetten verbindet, also in Richtung der Diagonalen verläuft. In der Mitte dieser Diagonalen befindet sich eine kleine, rundliche Erweiterung, die meistens jedoch eine etwas unregelmäßige, strahlenförmige Gestalt annimmt. Jede Facette besitzt nur ein solches diagonal verlaufendes Band, die Bänder von mehreren nebeneinander liegenden Facetten sind parallel.

Patten (1886, S. 627) stellte bei *Penaeus* ein ähnliches, aber einer Seite parallel verlaufendes Band fest. Nach seiner Ansicht ist dies nur eine Vertiefung der Oberfläche, denn sie verschwindet bei längerem Kochen in Kalilauge. Beim Auge von *Astacus*, wie auch ähnlich beim Hummer (Parker 1890) ist das diagonal verlaufende, helle Band mit der Erweiterung in der Mitte selbst nach mehrstündigem Kochen in Kalilauge sichtbar, ja sogar nach langer Behandlung mit Salzsäure verschwindet es nicht.

Ferner ist das Band nicht nur an Aufsichtsbildern der Cornea sichtbar, sondern auch auf Schnitten durch die Cornea zu sehen, wie ja auch wegen des Ausscheidungsprozesses der Cornea zu erwarten war. Es ist aber nicht leicht, dies auf Querschnitten festzustellen, und mir ist es nach vielen Mißerfolgen erst bei ganz ausgezeichneter Konservierung und besonderer Färbung gelungen. Trotzdem Parker (1890, S. 9) vergeblich versucht hat, den Streifen auf Querschnitten festzustellen, so hat er aber mit Recht wegen der Bildungsweise der Cornea angenommen, daß er sich auch auf Querschnitten durch die Cornea verfolgen lassen müsse.

Meine Befunde stimmen im großen ganzen überein mit den Ergebnissen von Parker (1890) und Herrick (1911) am Hummer und Leydig (1855), Parker (1895) am Flußkrebs. Szczawinska (1890) beschreibt nur »un enfoncement, qui prend tantôt la forme d'une croix, tantôt un aspect circulaire«, hat aber das diagonal verlaufende Band übersehen.

Newton (1873, S. 327, Plate XVI, Fig. 3) behauptet, daß jede Facette von zwei sich unter einem rechten Winkel kreuzenden Diagonalen durchzogen sei, was aber weder mit Pakrers noch mit meinen Beobachtungen übereinstimmt. Die Bedeutung der Diagonalen wird bei der Bildungszelle der Cornea (S. 659) näher besprochen werden. Bei allen Decapoden ist die Erscheinung nicht vorhanden, denn Schneider (1902) und Trojan (1913) haben die Diagonale nicht erwähnt.

Auf Längsschnitten (Fig. 2, 15) erkennt man, daß die distale Außenseite der Cornea vollkommen eben, die Innenseite dagegen konvex gewölbt ist. Schon bei gewöhnlicher Boraxkarminfärbung können deutlich drei Chitinschichten unterschieden werden: ein distal gelegenes, dünnes, sich stark färbendes Band; eine hellere, an der Innenseite konvex gewölbte zweite Schicht und eine noch hellere, ebenfalls an der proximalen Seite konvex gewölbte dritte Schicht (Fig. 2). Auf den beiden letzteren sind die deutlich sichtbaren Chitinstrukturen leicht zu erkennen.

An den Augenrändern geht die Cornea über in das Chitin des Augenstieles (Fig. 17), der durch Einlagerung von kohlensauren Kalken eine große Festigkeit erlangt hat; in der Cornea selbst konnte eine Kalkablagerung nicht nachgewiesen werden. Im übrigen zeigt der Augenstiel dieselben prägnanten Chitinstrukturen wie die Cornea; nach der Bütschlischen Nomenklatur würde man zu unterscheiden haben eine Außenlage und darunter eine ziemlich dicke Pigmentlage; auf diese folgt die Hauptschicht, die den größten Teil ausmacht. Ausgeschieden

wird der Augenstiel, wie in einer späteren Untersuchung von anderer Seite beschrieben werden soll, von cylinderförmigen Hypodermiszellen: diese sollen für die Cornea als Corneazellen bezeichnet werden.

Die Corneazellen.

An der Bildung jeder Corneafacette sind, wie ganz einwandfrei und sicher festgestellt werden konnte, zwei Corneazellen (Corneagenzellen, Corneabildungszellen) beteiligt, welche zwischen der Cornea und dem Kristallkegel liegen (Fig. 2 *Co. Z*). Auf Querschnitten direkt unter der Cornea (Fig. 3) zeigen beide aneinander liegenden Zellen dieselbe quadratische Form und Größe der darüber liegenden Corneafacette. In den dorsalen und ventralen

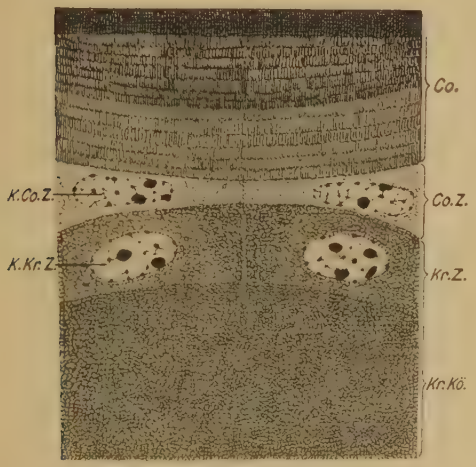


Fig. 2.

Distaler Teil eines Längsschnittes durch einen Augenkeil eines 10,5 cm langen Krebses. Celloidinschnitt. *Co*, Cornea; *Co. Z*, Corneazelle; *K.Co.Z*, Kern der Corneazelle; *Kr. Z*, Kristallzelle; *K.Kr.Z*, Kern der Kristallzelle; *Kr.Kö*, Kristallkörper.

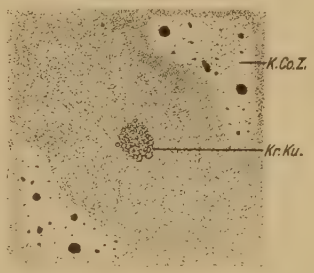


Fig. 3[1].

Querschnitt durch zwei Corneazellen. (Krebs 3 cm groß.) In der Mitte der Zeichnung liegt der distale Teil der Kristallkuppe. *K.Co.Z*, Kern der Corneazelle; *Kr.Ku*, Kuppe des Kristallkegels.

Winkeln dieses Vierecks liegen nahe am Außenrand zwei Kerne (Fig. 3 *K.Co. Z*), die eben andeuten, daß zwei Corneazellen vorhanden sind, trotzdem eine Trennungslinie fehlt.

Für die Existenz zweier Zellen sprechen außerdem die bei Beschreibung der Cornea (S. 657) erwähnten diagonalen hellen Bänder. Diese Streifen verlaufen ja in caudad-rostrader Richtung (Fig. 1b) und würden also in der Richtung vollkommen übereinstimmen mit der Trennungslinie der beiden Corneazellen, eine weitere Tatsache, die für die Existenz von zwei Corneazellen spricht.

[1] Die ungefähre Schnitthöhe der Querschnitte (Fig. 3–8 und 10–14) ist in Fig. 15 angegeben.

Diese haben also im Querschnitt (Fig. 3) die Form eines rechtwinkligen Dreiecks und liegen mit der Hypothenuse aneinander. Aus einem Längsschnitt (Fig. 2, 15) ersieht man, daß die Kerne (*K.Co. Z*) nahe am Rande liegen und eine ziemlich langgestreckte Form haben. Jede ganze Zelle hat ungefähr bikonkave Gestalt, die aber in noch deutlicherer Weise hervorgerufen wird durch die nebeneinander liegenden Corneazellen eines Augenkeiles (Fig. 2, 15).

Die Corneazellen bestehen aus einem äußerst feinkörnigen Protoplasma, dessen Struktur kaum zu erkennen ist; auf Querschnitten (Fig. 3) erscheint in der Mitte noch eine dichtere, sich stark färbende Protoplasmamasse, die den distalen Teil des Kristallkegels (*Kr.Ku*) darstellt.

Bei *Astacus* finden sich also nur zwei Corneazellen, was bestätigt worden ist von Carrière (1889), Szczawinska (1890), Parker (1895). Die Behauptung Reichenbachs (1886), daß vier Corneazellen verbunden sind, trifft nicht zu, denn ich habe stets nur zwei Corneazellen gesehen.

Die Zweizahl ist wohl vorhanden bei allen Decapoden, denn Patten (1886), Herrick (1892, 1911), Chun (1896), Trojan (1913) haben stets nur zwei Corneazellen beschrieben, eine Tatsache, die Giesbrecht (1913) zu der Behauptung führte, daß alle Krebse mit facettierter Linse stets nur zwei »corneagene Zellen« besitzen.

Als einzige Ausnahme wäre vielleicht zu nennen *Palaemon squilla*, der nach Schneider (1902) vier, nach Trojan (1913) dagegen zwei Corneazellen besitzen soll. Tro an hat vergeblich versucht »jene feine Trennungslinie in der Mitte der langen Corneakerne, wie sie Schneider dargestellt hat, zu entdecken«; er hat seine Untersuchung ausgedehnt auf *Palaemon*-Larven, doch mit demselben negativen Ergebnis, so daß Schneider sich wohl geirrt haben wird. In der Regel sind also an der Bildung der Cornea bei den Crustaceen nur zwei Corneazellen beteiligt.

Die Kristallkegel.

An die Corneazelle jedes Augenkeiles schließt sich proximalwärts der langgestreckte, cylinderförmige Kristallkegel an, der sich bis zur Basalmembran erstreckt. Er besteht aus vier Kristallzellen, welche sich um die Achse des Augenkeiles herumlegen.

Auf einem Längsschnitt durch einen Augenkeil (Fig. 15) kann man an dem Kristallkegel, wie bisher nie klar genug hervorgehoben worden ist, vier Teile unterscheiden:

1. Einen ziemlich flachen, distal gelegenen Teil mit den Kernen der vier Kristallzellen, die »Kuppe« des Kristallkegels (*Kr.Ku*).

2. Einen ziemlich langgestreckten, cylinderförmigen Abschnitt (*Kr.Kõ*), den ich nach GOTTSCHE (1852) mit »Kristallkörper« bezeichnen möchte. (Den Ausdruck »Kristallkegel« gebrauchen zwar viele Autoren für diesen zweiten Teil, doch verstehe ich unter dem Kristallkegel den ganzen glashellen, stark lichtbrechenden Körper, wie er sich von der Cornea bis zur Basalmembran hinzieht.)
3. Der dritte Teil, der eigentliche Stiel oder besser »Kristallstiel« (*Kr. St*), erstreckt sich von dem proximalen Ende des Kristallkörpers bis zum distalen Teil des Rhabdoms.
4. Der letzte, proximal gelegene Teil umfaßt die dünnen Fortsätze (Fig. 13, 14 *F.Kr. Z*) der vier Kristallzellen, die »as separate fibres« (PARKER 1895) das Rhabdom umgeben und schließlich an der Basalmembran endigen.

Da der Kristallkegel aus vier einzelnen Kristallzellen besteht, so lassen sich diese ebenfalls in die oben erwähnten vier Abschnitte einteilen. Eine getrennte Darstellung des Kristallkegels und der ihn bildenden Kristallzellen ist wegen der engen Beziehungen zwischen beiden unmöglich, es sollen daher bei der Beschreibung der vier Teile des Kristallkegels auch die betreffenden Abschnitte der Kristallzellen behandelt werden. Eine kurze Mitteilung über die Größe der Kristallkegel an verschiedenen Regionen des Auges und ihr Verhältnis zu den ganzen Augenkeilen soll an anderer Stelle erfolgen (S. 674).

Der erste distale Abschnitt, die Kuppe des Kristallkegels (Fig. 15 *Kr.Ku*), legt sich proximal an die Corneazellen an und ist ausgezeichnet durch den Besitz der Kerne der vier Kristallzellen. Während die proximale Fläche vollkommen eben ist, zeigt die distale gebogene Form (Fig. 2, 15, 16). Auf Längsschnitten ist die »Kuppenform« zwar zu erkennen (Fig. 2, 15, 16), doch geben diese dünnen Flächenschnitte kein deutliches Bild von der wahren körperlichen Gestalt dieses Teiles, die aber auf Isolationspräparaten gut sichtbar wird. Die distale Wölbung wechselt stark (Fig. 16); teils ist sie sehr schwach, teils aber wieder ist sie stark gebogen. Im letzteren Fall wird bei einem Querschnitt durch die Corneazellen stets der distale Teil des Kristallkegels getroffen (Fig. 3 *Kr.Ku*), der dann in der Mitte zwischen den Kernen der beiden Corneazellen liegt. Schon GOTTSCHE (1852) hat dies in ähnlicher Weise gesehen, doch glaubt er, daß die Mitte der Kuppe ausläuft zu einem Zapfen (»Warze«), der die Cornea berührt. Dies trifft jedoch nicht zu, denn auch PARKER (1895) hat diesen »warzenförmigen« Ausläufer nicht gefunden.

Daß an der Bildung dieses distalen Teiles des Kristallkegels vier Kristallzellen beteiligt sind, beweisen sowohl Quer- als Längsschnitte.

Fig. 4 zeigt deutlich, daß der quadratische Kristallkegel aus vier Kristallzellen von nicht vollkommen gleicher Größe besteht, die sich eng aneinander anlegen. (Die hellen Zwischenräume zwischen den einzelnen Kristallzellen in Fig. 4 sind wohl durch die Konservierung entstanden.)

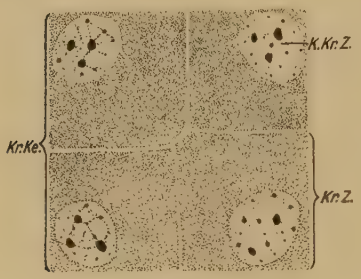


Fig. 4.

Querschnitt durch die vier Kristallzellen eines Augenkeiles. (Krebs 3 cm groß.) Die Trennung der einzelnen Kristallzellen ist durch die Konservierung entstanden. *Kr. Z*, Kristallzelle; *K.KrZ*, Kern der Kristallzelle; *Kr.Ke*, Kristallkegel.

Auf einem Längsschnitt (Fig. 2) sind natürlich nur zwei Kristallzellen mit je einem Kern, dem Semperschen Kern (Claparède 1860, S. 194) sichtbar. Der Kern ist ziemlich groß und hat meistens ellipsoide, häufig aber rundliche Form; bei *Palaemon squilla* unterscheidet sich nach Trojan (1913) der Kern der Kristallzellen von dem der Corneazellen durch größeren Chromatinreichtum, was aber bei *Astacus* nicht zutrifft. Man sollte nun erwarten, daß sich die Vierteilung des Kristallkegels auch auf Querschnitten durch den distalen Teil der Kuppe zeigen würde, wie sie Trojan (1913) bei *Palaemon* gefunden hat. Ich konnte jedoch — wohl wegen der großen Zartheit des Protoplasmas — dies nicht erkennen (Fig. 3 *Kr.Ku*); die Kuppe ist lediglich nur sichtbar durch die größere Färbbarkeit des Protoplasmas.

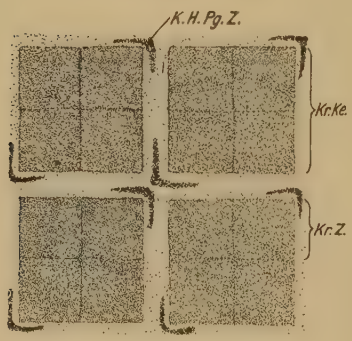


Fig. 5.

Querschnitt durch die distale Hälfte des Kristallkörpers von vier Augenkeilen. *Kr.Ke*, Kristallkegel; *Kr.Z*, Kristallzelle; *K.H.Pg.Z*, Kern der Hauptpigmentzelle.

Auf die Kuppe, den distalen Abschnitt des Kristallkegels, folgt nach innen zu der Hauptteil, der Kristallkörper (Fig. 15 *Kr.Kö*). Dieser hat die Gestalt eines rechtwinkligen Parallelepipedons, dessen proximales Ende stets zu einem stumpfen Kegel abgerundet ist (Fig. 15). Auch der Kristallkörper besteht aus vier Kristallzellen, die in diesem Abschnitt ebenfalls viereckige Form im Querschnitt (Fig. 5 *Kr.Z*) zeigen.

Die ausgesprochene Quadergestalt wird für den größten Abschnitt

des Kristallkörpers beibehalten, nur ein kleiner, proximaler Teil rundet sich zu einem stumpfen Kegel ab. Querschnitte durch diesen Abschnitt lassen die rundliche Form deutlich erkennen (Fig. 6). Aus dieser Abbildung ist ferner ersichtlich, daß die Abrundung ganz allmählich geschieht. Während der Kristallkörper I schon vollkommen kreisrund ist, hat derjenige des Augenkeiles IV noch fast viereckige Gestalt, nur seine Ecken sind etwas abgerundet. Häufig treten an der Außenseite des Kristallkörpers vier Einkerbungen auf; sie deuten die Grenze an, wo die rundlichen Kristallzellen zusammenstoßen.

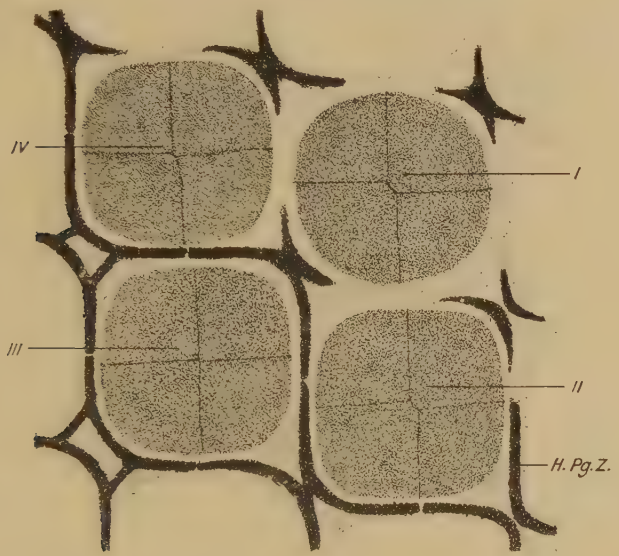


Fig. 6.

Querschnitt durch das proximale Ende des Kristallkörpers der Augenkeile *I—IV* (Lichtauge). Fig. 6, 7, 8 haben dieselbe Vergrößerung. *H.Pg.Z*, Hauptpigmentzelle.

Eine Protoplasmastruktur dieses Kristallkörpers ist nicht zu erkennen; während der erste, wie auch der dritte Teil des Kristallkegels aus feinkörnigem Protoplasma bestehen, ist dieser Abschnitt fast homogen. Daher läßt sich nur bei ausgezeichneter Konservierung und guter Färbung der Nachweis bringen, daß der Kristallkörper aus vier Kristallzellen besteht (Fig. 5).

Bei der Bildproduzierung hat der Kristallkörper die größte Bedeutung, da er stärker lichtbrechend ist als die Kristallkuppe oder der Kristallstiel.

Der dritte Abschnitt des Kristallkegels, der Kristallstiel, ist ausgezeichnet durch seine längliche Form, die im Querschnitt rund er-

scheint. Fig. 7 stellt einen Schnitt durch die distale Hälfte des Kristallstieles dar; man erkennt hier außer der runden Gestalt, daß sich der Kristallstiel proximad stark verjüngt (s. Fig. 15). Dies zeigt ferner

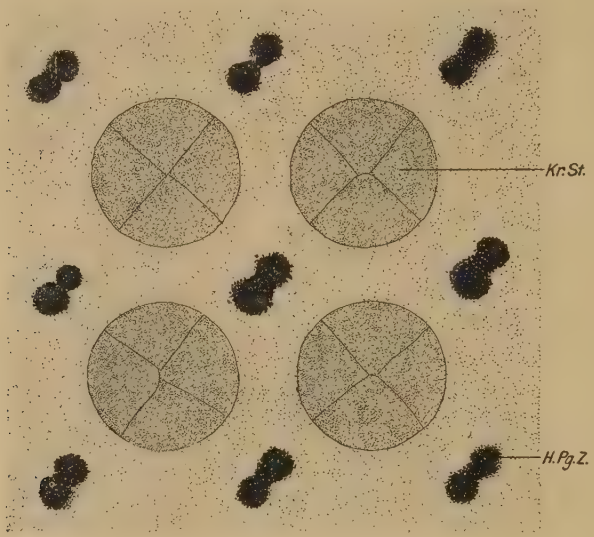


Fig. 7.

Querschnitt durch den distalen Teil des Kristallstieles von vier Augenkeilen (Lichtauge). *Kr.St*, Kristallstiel; *H.Pg.Z*, Hauptpigmentzelle.

Fig. 8, die einen Querschnitt durch den proximalen Teil des Kristallstieles wiedergibt; der Durchmesser des Kristallstieles ist beträchtlich kleiner geworden (vgl. Fig. 6, 7, 8).

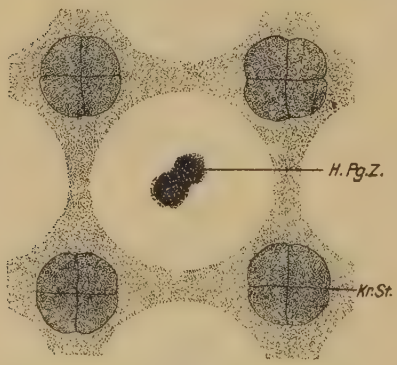


Fig. 8.

Querschnitt durch den proximalen Teil des Kristallstieles von vier Augenkeilen (Lichtauge). *Kr.St*, Kristallstiel; *H.Pg.Z*, Hauptpigmentzelle. Näheres über diesen Querschnitt S. 680 oben.

Umgeben ist der ganze Kristallkegel, wie wohl jede einzelne Kristallzelle, von einer Zellmembran, die besonders stark im Kristallstiel ausgeprägt ist, während sie in dem ersten und zweiten Teil kaum sichtbar ist. Der dünne Kristallstiel geht nun noch durch die Kernregion der Retinula hindurch (Fig. 9 *Kr. St*, 15) und trennt sich direkt über dem Rhabdom (Fig. 16 *Rh*) in die vier einzelnen Kristallzellen. Diese umgeben als ganz dünne Ausläufer (nach Parker »separate fibres«) das Rhabdom

(Fig. 13, 14 *F.Kr. Z*) und enden an der Basalmembran. Die Kristallzellen liegen dem Rhabdom nicht direkt an, sondern befinden sich zwischen den einzelnen Sehzellen (*Re. Z*); am proximalen Ende der Retinula nähern sie sich — der veränderten Form der Retinula folgend (vgl. Fig. 15) — dem Rhabdom (Fig. 14) und endigen schließlich an der Basalmembran.

Der oben beschriebene Verlauf der Fortsätze der vier Kristallzellen läßt sich am besten zeigen auf Querschnitten (Fig. 13, 14). Auf Längsschnitten sind die dünnen Ausläufer wegen der geringen Dicke kaum sichtbar, auch ist es sehr schwierig, einen genau durch die Mitte der Retinula gehenden Längsschnitt zu bekommen.

Gut kann man sie aber auf Isolationspräparaten (vgl. S. 652) nachweisen, und man kann ferner sehen, wie der proximale Abschnitt des Kristallstieles sich in die vier Einzelzellen auflöst, und wie diese auseinander gehen.

Diese letzte Erscheinung hat schon M. Schultze (1868) an seinen Isolationspräparaten erkannt und in guter Weise dargestellt. Er hat die einzelnen, getrennten Kristallzellen jedoch nicht bis zur Basalmembran verfolgen können, sondern glaubt, daß sie »sich auf der Oberfläche des Körpers, den sie umgeben, verlieren«.

Diese richtige, wenn auch unvollständige Beobachtung von Schultze (1868) wurde angezweifelt von Patten (1886) und Szczawinska (1890). Beide bestritten, daß sich der Kristallkegel in die vier einzelnen Kristallzellen auflöse und daß diese das Rhabdom als Fasern umstellen würden. So behauptet Szczawinska (1890, S. 542), daß die Kegelzellen direkt über dem Rhabdom verschmelzen und schreibt ihnen fälschlicherweise ferner nervöse Funktion zu, wie es auch schon Patten zur Bestätigung seiner Retinophorentheorie getan hatte.

Alle diese Einwände sind jedoch unrichtig, denn meine Beobachtungen stimmen vollkommen überein mit den Resultaten von Parker (1890) an *Homarus*, Viallanes (1892) an *Palinurus* und Parker (1895) an *Astacus*.

Neuerdings hat Trojan (1913) die Behauptung Parkers (1890, 1891, 1895), daß »die vier Kristallzellen des Ommas proximal an der Basalmembran enden«, bei *Palaemon* nicht bestätigen können und glaubt, daß Parkers Beobachtungen falsch sind. Trojan macht aber den Fehler, seine Befunde an *Palaemon* auf andre Decapoden zu übertragen; Parker hat recht beobachtet, wie ich oben näher ausführte.

B. Recipierender Apparat.

Ganz allgemein bezeichnet man bei sämtlichen Augentypen das recipierende, nervöse Organ als Retina. Bei den Komplexaugen besteht nun die Retina, der Zusammensetzung des Auges aus vielen Augenkeilen entsprechend, aus derselben Anzahl kleiner Retinae, der Retinulae. (Die Bezeichnung »Retinula«, welche zuerst eingeführt ist von Grenacher 1874, ist sehr klar und zutreffend und verdient erhalten zu werden.) Die Retinula setzt sich zusammen aus den einzelnen Sehzellen (Retinulazellen [S. 666—668]) und dem Rhabdom (S. 668—674).

Die Retinulazellen.

Die Retinula jedes Augenkeiles (Fig. 15 *Re*) beginnt etwas über dem proximalen Ende des Kristallstieles (*Kr. St*) und endigt an der Basalmembran (*Ba.M*). Sie hat ungefähr spindelförmiges Aussehen und liegt in der Achse des Augenkeiles, bildet also eine Fortsetzung des Kristallkegels.

Die Retinulazellen oder Sehzellen, welche zusammen mit dem Rhabdom als »Retinula« bezeichnet werden (s. o.), liegen so um das in der Achse des Augenkeiles gelegene Rhabdom herum, daß im Querschnitt (Fig. 12) eine Rosette entsteht.

Es sind im ganzen sieben vollentwickelte Sehzellen (nach Parker [1895] »functional proximal retinular cells«) vorhanden, während die achte Retinulazelle wohl ohne Funktion (S. 667) ist und von Parker daher als »rudimentary cell« bezeichnet worden ist. Festgestellt ist diese Zahl durch Zählen und Zeichnen ihrer Kerne auf Serienquerschnitten.

Die sieben Sehzellen sind nervöser Natur und als primäre Sinneszellen aufzufassen; ihr ellipsoider, häufig aber rundlicher Kern (*K.Re. Z*, Fig. 9, 16), der einige größere Nucleomkörper enthält, hat das typische Aussehen von Ganglienzellkernen und liegt in dem verdickten, distalen Ende dieser Zellen (Fig. 15, 16).

Die sieben vollentwickelten Sehzellen lassen im Längsschnitt (Fig. 16 *Re. Z*) eine langgestreckte, fast gleichmäßige Form erkennen, die in der Mitte der Retinula am dünnsten ist, nach beiden Seiten hin an Dicke etwas zunimmt. Im Querschnitt dagegen zeigen sie eine mit der Schnitthöhe durch die Retinula stark wechselnde Gestalt (Fig. 10 bis 14).

In der Mitte der Retinula (Fig. 10) sind die sieben Sehzellen (*Re. Z*) ziemlich flach und so angeordnet, daß je zwei Retinulazellen eine Seite

des Rhabdoms (*Rh*) bedecken. An der unteren (ventralen) Seite befindet sich jedoch nur eine Zelle, die sich daher schon durch ihre Größe von den übrigen sechs unterscheidet.

In distaler Richtung nehmen die Sehzellen — wie schon auf Längsschnitten (Fig. 15, 16) sichtbar — an Größe zu; ihre Gestalt ist aber eine unregelmäßige und unbestimmte (Fig. 9 *Re. Z*).

In proximaler Richtung jedoch treten außer der Größenzunahme recht bemerkenswerte und bestimmte Formveränderungen auf. Der veränderten Größe des Rhabdoms entsprechend (Fig. 15, 16) verringert sich die Breite der Retinulazellen, während ihre Längenausdehnung wächst. Dies zeigt ein Querschnitt (Fig. 11), der etwas unter der Mitte der Retinula liegt. Besser ausgeprägt sind diese Gestaltveränderungen auf einem tiefer gelegenen Querschnitt (Fig. 12).

In dem unteren (proximalen) Teil der Retinula nimmt die Breite der Sehzellen rapid ab, während die Länge dagegen schnell wächst (Fig. 13, 14); die Form der Zellen ist hier eine fast faserförmige.

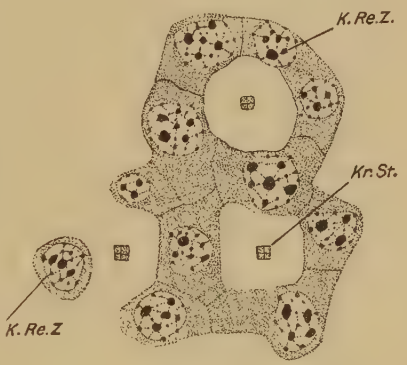


Fig. 9.
Querschnitt durch die Kernregion mehrerer Retinulazellen (Dunkelauge). *Kr. St*, Kristallstiel; *K.Re.Z*, Kern der Retinulazelle.

So weit über die Form und Größe der Retinulazellen; über ihren feineren histologischen Bau soll im Zusammenhang mit dem Rhabdom (S. 668) berichtet werden. Ebenso folgt eine Beschreibung des Pigmentes, das in den Sehzellen enthalten ist, und des die Zellen umgebenden Tapetums (Fig. 13, 14) an andrer Stelle (S. 677 und 680).

Im Gegensatz zu den oben beschriebenen sieben Sehzellen (»functional proximal retinular cells«) ist die achte Retinulazelle (»rudimentary cell«) sehr klein und meistens nur durch ihren Kern nachzuweisen, der etwas tiefer liegt als die Kerne der übrigen Zellen. Obgleich nun diese sehr plasmaarme Zelle einige äußerst dünne Nervenfibrillen enthält, ist sie dennoch, wie an dieser Stelle gleich erwähnt sein mag, vollkommen ohne Bedeutung, da die Neurofibrillen nicht mit dem Rhabdom in Verbindung stehen, sondern allmählich zwischen den Fasern der andern Sehzellen verschwinden.

Die Anzahl der Retinulazellen beim Flußkrebs (wie überhaupt

bei den Arthropoden) wird etwas verschieden angegeben. Während Reichenbach (1886) sechs bis acht Zellen vermutet, haben Grenacher (1879), Carrière (1885) und Szczawinska (1890) sieben entwickelte Sehzellen gefunden, erwähnen aber nicht die achte rudimentäre Zelle. Diese Siebenzahl findet sich für Decapoden angegeben bei Chun (1896), Radl (1900), Schneider (1902) und Dohrn (1908). Die Achtzahl jedoch wird bestätigt von Parker (1895) und Rosenstadt (1896) für *Astacus,* und von Hesse (1900) und Trojan (1912) für nahe verwandte Decapoden.

Bei vielen andern Decapoden finden sich sowohl sieben, als aber auch acht Sehzellen. So besitzen nach Hesse (1908) alle Hymenopteren acht Sehzellen, ferner ist diese achte Retinulazelle, wenn auch »in besonderer Lage«, vorhanden bei vielen Coleopteren (*Dytiscus*), Dipteren, Neuropteren (Phryganiden) (Deegener 1913), d. h. wohl bei den meisten Hexapoden.

Man kann daher wohl die Achtzahl als die ursprüngliche und die Siebenzahl als reduzierte ansehen. Sicherlich trifft dies zu bei den Decapoden, denn das genau viereckige Rhabdom (Fig. 10, 11) läßt unbedingt auf die Achtzahl schließen.

Weshalb nun aber acht Sehzellen, ja weshalb überhaupt mehrere Retinulazellen vorhanden sind, ist trotz vieler Versuche (Hesse 1908) ein ungelöstes Problem; ebenso ist noch unklar, weshalb die Achtzahl auf die Sieben- oder Sechszahl reduziert worden ist.

Dietrich (1909, S. 513) glaubt »die weitverbreitete Siebenzahl der Rhabdomere dahin zu deuten, daß jedes Rhabdomer eine besondere Lichtart, ein Ommatidium also sieben Farben wahrnimmt«. Ob und inwieweit diese Theorie richtig ist, soll hier nicht entschieden werden. Ihre Anwendung aber z. B. auf die Bienen, die doch acht Retinulazellen besitzen, für die ein Farbensinn für sämtliche »sieben Farben« bekanntlich noch nicht entschieden ist (Hess gegen v. Frisch), erscheint mir bedenklich.

Das Rhabdom.

Der wichtigste Teil der Retinula ist das Rhabdom, auch Sehstab genannt. Bevor auf seinen nervösen Bau und seine Funktion eingegangen wird, sollen seine Lage und seine Beziehungen zu den Sehzellen näher beschrieben werden.

Das Rhabdom liegt genau in der Mitte der Retinula (Fig. 15, 16) und erstreckt sich von dem proximalen Ende des Kristallstieles bis

ungefähr zur Basalmembran; es paßt sich ziemlich genau der Gestalt der Retinula an, zeigt also auch Spindelform.

Direkt über seinem distalen Ende verzweigt sich der Kristallstiel (S. 664) in die vier einzelnen Kristallzellen, die dann als getrennte dünne Ausläufer (Fig. 13, 14 *F.Kr. Z*) das Rhabdom umgeben. Das Rhabdom folgt also direkt auf den Kristallstiel (Fig. 15, 16).

Parker (1895) beschreibt aber, daß über dem Rhabdom noch eine birnförmige Höhlung liege, deren Inhalt aus einer leicht koagulierbaren Flüssigkeit bestehe, und daß sich unter dem Hohlraum noch eine Knickung befinde. Diese Gebilde habe ich niemals, weder auf schlechten noch auf gut konservierten Schnitten gesehen; sie sind auch in ähnlicher oder derselben Art bei andern Decapoden nicht beschrieben worden.

Auf einem Längsschnitt durch einen Augenkeil (Fig. 15, 16) erkennt man, daß das Rhabdom nicht homogen ist, sondern daß es aus einzelnen Platten, Schichten besteht. Dieser komplizierte Bau, den Max Schultze (1868) als »Plättchenstruktur« bezeichnete, wird am besten sichtbar auf Schnitten, welche lange (bis 48 Stunden) mit dem Heidenhainschen Hämatoxylin überfärbt wurden. Die Farbe ist dann so weit herausdifferenziert worden, bis nur noch das Rhabdom gefärbt war (vgl. Methode S. 652).

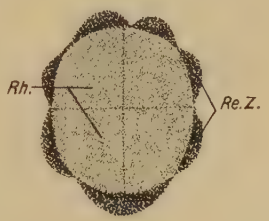


Fig. 10.

Querschnitt durch die Retinula; die Schnitthöhe ist in Fig. 15 angedeutet durch die Zahl *10*. *Rh*, Rhabdom; *Re.Z*, Retinulazelle.

Einen solchen Schnitt stellen Fig. 15, 16 dar. Das Rhabdom setzt sich zusammen aus 20—24 ungefähr gleich dicken, übereinander geschichteten Platten, die in der Mitte der Retinula am größten sind, distad und proximad jedoch sich verkleinern. Die einzelnen Platten sind nicht gleich gebaut, sondern es stimmen nur die erste, dritte, fünfte ... Platte (Fig. 16, 1, 3, 5 ...) überein, während die zweite, vierte, sechste ... Platte (Fig. 16, 2, 4, 6 ...) ebenfalls von vollkommen gleicher Beschaffenheit sind.

Die erste Art (Fig. 16, 1, 3, 5) ist ganz homogen und besteht aus einem Stück; die anderen Plattenschichten (Fig. 16, 2, 4, 6 ...) dagegen sind durch eine mittlere Trennungslinie in zwei gleiche Teile, eine rechte (caudade) und eine linke (rostrade) Hälfte zerlegt.

Diese regelmäßig abwechselnde Schichtung ist nun folgendermaßen zu erklären: Jede ganze, horizontale Platte (Schicht) ist durch eine Ebene, die zu einer Seitenkante des viereckigen Rhabdomes parallel

verläuft und in dessen Längsrichtung liegt, in zwei gleiche Teile, in die Parkerschen Halbplatten zerlegt. Es kreuzt sich nun aber die Teilungsebene der ersten, dritten, fünften Platte mit derjenigen der zweiten, vierten, sechsten unter einem rechten Winkel; es verläuft also die Teilungsebene der ersten, dritten, fünften Platte (Fig. 16) zur vorderen (dorsalen) Kante des Rhabdomes parallel, während diejenige der andern Platten (Fig. 16, 2, 4, 6 . . .) zu dieser senkrecht steht. In dem ersten Fall sieht man auf einem Längsschnitt die aus einem Stück bestehende ganze Halbplatte in ihrer Längsausdehnung (Fig. 15 *H.Pl*); die Schnittebene befindet sich also parallel zur Teilungsebene (Fig. 16, 1, 2, 3 . . .). In dem andern Fall aber steht letztere senkrecht zur Schnittebene und ist daher als Trennungslinie der beiden Halbplatten sichtbar (Fig. 16, 2, 4, 6 . . .).

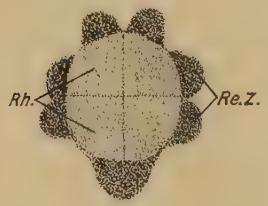


Fig. 11.

Querschnitt durch die Retinula; die Schnitthöhe ist in Fig. 15 angedeutet durch die Zahl *11*. *Rh*, Rhabdom; *Re.Z*, Retinulazelle.

Dieser Bau des Rhabdomes und die Teilung der einzelnen ganzen Platten in zwei Halbplatten müßte sich selbstverständlich auch auf Querschnitten zeigen lassen. Ein genügend dünner Schnitt, der höchstens die Dicke einer einzigen Platte besitzen dürfte, würde dann die beispielsweise caudad-rostrad verlaufende Trennungslinie der beiden Halbplatten erkennen lassen. Der darunter oder darüber liegende Querschnitt würde ein ähnliches Bild ergeben, nur daß dann die sich als Linie darstellende Teilungsebene in dorsoventraler Richtung verlaufen würde.

Es ist aber wegen der technischen Schwierigkeiten beim Flußkrebs unmöglich, solche dünnen Schnitte herzustellen, denn auf meinen Querschnitten war fast stets eine Vierteilung des Rhabdomes erkennbar. Diese Vierteilung (Fig. 10, 11) ist folgendermaßen zu erklären. Der Querschnitt, nach dem diese Figuren gezeichnet worden sind, hat mindestens die Dicke von zwei Plattenschichten; so kommt es, daß die Teilungsebene der unteren Schicht, welche zu derjenigen der oberen Platte senkrecht steht, durchschimmert und natürlich umgekehrt. Es sind also die sich rechtwinklig kreuzenden Trennungslinien der Halbplatten zweier Lagen sichtbar (Fig. 10, 11).

Neben den mit Heidenhainschem Eisenhämatoxylin (vgl. S. 669) überfärbten Präparaten dienten andre Schnitte, welche mit Sublimat-Eisessig (5—10%) konserviert waren, zur Kontrolle. Wohl durch das schnelle Eindringen dieser Konservierungsflüssigkeit waren die Halb-

platten aus ihrer Trennungsfläche auseinander gewichen. Besonders gut war dies zu sehen auf Längsschnitten; statt der Trennungslinie der beiden Halbplatten (Fig. 16, 2, 4, 6 ...) war bei diesen Präparaten ein dünner Spalt zwischen ihnen vorhanden. Diese Schnitte gaben auch den erwünschten Aufschluß über die Beziehungen der Halbplatten zu den Retinulazellen.

Die Halbplatten gehören zu den beiden Sehzellen, welche an ihrer Längskante liegen (siehe Fig. 10, 11 unter Berücksichtigung der Bemerkung S. 670 unten) und bestehen aus zwei Viertelplatten (Rhabdomeren), welche von je einer Retinulazelle gebildet werden und welche zusammen zu den Halbplatten verschmelzen. Eine Trennungslinie ist nur bei Sublimatpräparaten zu erkennen.

Fig. 12.

Querschnitt durch die Retinula; die Schnitthöhe ist in Fig. 9 angedeutet durch die Zahl *12*. *Rh*, Rhabdom; *Re.Z*, Retinulazelle.

Es nehmen aber nur sieben Sehzellen (Fig. 10, 11) an der Bildung des Rhabdomes teil (vgl. S. 666), folglich wird die eine Halbplatte von der siebenten (ventralen) Retinulazelle, die sich schon durch ihre Größe von den übrigen unterscheidet, allein gebildet; die andere Halbplatte derselben Schicht gehört zu den, dieser siebenten Retinulazelle gegenüberliegenden zwei (dorsalen) Sehzellen. Die auf diese Schicht in distaler oder proximaler Richtung folgenden Halbplatten werden von den übrigen zwei (rostrad und caudad liegenden) Retinulazellpaaren gebildet usf.

Wenn man nun eine einzige Retinulazelle im Längsschnitt betrachtet, z. B. nach Fig. 16 eine links (rostrad) gelegene, so gehören zu dieser Sehzelle alle linken Hälften der 2, 4, 6 ... Plattenschichten. Diese Zelle besitzt also (nach Fig. 16) im ganzen zwölf Zacken oder Rhabdomere. Bei der Bildung des Rhabdomes legen sich die einzelnen Retinulazellen so zusammen, daß die Zacken ineinander greifen und so das einheitliche Rhabdom bilden.

So weit über den grob morphologischen Bau des Rhabdomes. Die feineren histologischen, besonders nervösen Einzelheiten erkennt man mit der Golgischen Silbernitratmethode, die ja bekanntlich zur Feststellung der Nervenfibrillen und Stiftchensäume dient. Daneben wurden aber tadellose, mit Maximow konservierte und Heidenhains Hämatoxylin überfärbte Schnittpräparate benutzt, da die Golgische Methode leicht zu Mißdeutungen führt.

Die ersten Mitteilungen über den Bau des Rhabdomes stammen von Leydig (1855), der schon eine Verbindung des »Sehstabes« mit

dem Ganglium opticum feststellen konnte, aber dann Rhabdom und Kristallkegel als ein einheitliches Gebilde bezeichnet, was bekanntlich nicht zutrifft. Weiter kamen schon Claparède (1860) und Schultze (1868), der ganz richtig die »Plättchenstruktur« des Rhabdomes erkannte und in diesem den Sitz der Lichtperzeption vermutete. Doch erst ganz allmählich wurde Näheres über das Rhabdom und seine Beziehungen zu den Retinulazellen bekannt; besonders wichtig sind die Arbeiten von Grenacher (1879), Carrière (1881), Patten (1886), obgleich die Beobachtungen des letzteren mit Recht stark angezweifelt werden müssen. So hat z. B. Patten »zur Bestätigung seiner Retinophorentheorie in den verschiedensten Sehzellen noch einen zweiten Kern gefunden, der allen andern Autoren vor ihm und nach ihm entgangen ist« (Hesse 1900).

Den Bau und die Funktion des Rhabdomes vollständig und richtig

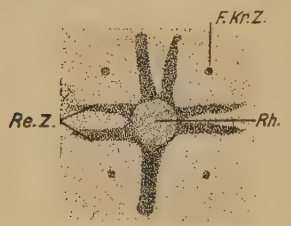


Fig. 13.

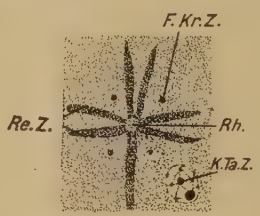


Fig. 14.

Querschnitte durch die Retinula; die Schnitthöhen sind in Fig. 15 angedeutet durch die Zahlen *13, 14*. *Rh*, Rhabdom; *Re.Z*, Retinulazelle; *F.Kr.Z*, Fortsatz der Kristallzelle; *K.Ta.Z*, Kern der Tapetenzelle. Das Tapetum ist angedeutet durch die hellere Schraffierung.

beschrieben zu haben, ist das Verdienst Parkers (1890—99), der in mehreren grundlegenden Arbeiten seine Ergebnisse über den Bau des Komplexauges, besonders des Rhabdomes der Decapoden (*Astacus, Homarus* . . .) niederlegte. Seine Befunde wurden durch die umfassenden Untersuchungen Hesses (1897—1908) erweitert, der die »Organe der Lichtempfindung« fast sämtlicher niederer Tiergruppen studierte und zur Kenntnis dieser Organe viel beitrug. Der Vollständigkeit halber sind dann noch die Veröffentlichungen von Schneider (1902) und Trojan (1913) über Decapodenaugen zu erwähnen.

Parker (1895) fand, daß bei *Astacus* die von den einzelnen Retinulazellen gebildeten Viertelplatten oder Rhabdomere (S. 671) aus vielen feinen Neurofibrillen bestehen, die von den Bildungszellen ausgehen und zu der Trennungsebene der Halbplatten senkrecht stehen. Diese bündelförmig zusammenliegenden Neurofibrillen sind in einer Zwischensubstanz eingebettet und ragen nicht in die Viertelplatten der gegen-

überliegenden Zellen hinein. Das Rhabdomer von *Astacus* ist als »modifizierter Stiftchensaum« (Hesse) aufzufassen, dessen Stiftchen in die Fibrillen übergehen, welche die ganze Retinulazelle durchsetzen. Letztere sind besonders gut zu erkennen durch die Anordnung der schwarzen Pigmentkörner, welche in ähnlicher Weise wie die Fibrillen durch die Zelle in faserförmigen Reihen hindurchziehen. Die Neurofibrillen laufen am proximalen Ende der Retinulazelle in Nervenfasern aus (Fig. 15), welche durch die Basalmembran (*Ba.M*) austreten, den subokularen Raum in gerader Richtung durchlaufen und im ersten Ganglion (I) endigen (Fig. 17, 18). Das ganze Rhabdom von *Astacus* entsteht durch die Verschmelzung von modifizierten Stiftchensäumen der sieben Retinulazellen. Weitere Einzelheiten sind am besten bei der folgenden Besprechung der Literatur zu erwähnen.

Die zuerst von Parker (1895) bei *Astacus* beschriebene Anordnung der Neurofibrillen wurde in ähnlicher Weise von Hesse — außer bei vielen andern Arthropoden — bei *Palaemon squilla* Fabr. gefunden. Derselbe Decapode ist untersucht von Trojan (1913), der das bisher über das Rhabdom der Crustaceen Bekannte zusammengefaßt hat und unter anderm die Beobachtungen Parkers einer sehr gründlichen Kritik unterzieht.

Trojan bezweifelt, daß die Neurofibrillen von *Astacus* noch in einer Zwischensubstanz liegen, denn er und auch Hesse sind der Ansicht, »daß das Rhabdom bloß aus Nervenfibrillenbüscheln aufgebaut sei.« Seine Zweifel sind jedoch unbegründet, denn wie schon oben erwähnt (S. 672), sind die Neurofibrillenbündel nach meinen Beobachtungen in einer weichen Substanz eingebettet, wie es übrigens auch Schneider (1902) — in Gegensatz zu Trojan — bei *Palaemon* gefunden hat.

Eine weitere Frage ist, ob die Rhabdomere wirklich vollkommen rechteckige Form besitzen und ob zwei gegenüberliegende Rhabdomere in derselben Höhe liegen. Für die Beantwortung dieser Frage, die ebenfalls zu Parkers Gunsten entschieden werden mußte, waren die Sublimatpräparate sehr wertvoll. Bei *Astacus* sind die Rhabdomere (Fig. 16, 2, 4, 6) vollkommen rechteckig und liegen in gleicher Höhe (S. 670 usw.); sie bestehen also nicht aus keilförmigen Neurofibrillenbündeln, wie Hesse sie bei *Palaemon* beschreibt.

Mit dieser letzten Feststellung fällt für *Astacus* der wendeltreppenartige Aufbau des Rhabdomes, wie Trojan ihn bei *Palaemon squilla* darstellt, vollkommen fort.

Eine andere, bis jetzt ebenfalls noch ungelöste Frage ist, ob ein

direkter Zusammenhang der »Sehstiftchen« mit den Neurofibrillen der Retinulazelle besteht, oder ob die Annahme einer fibrillären Verbindung von Stiftchensaum und Neurofibrillen überhaupt nicht berechtigt ist. Ich kann leider kein beweisendes Material für die Richtigkeit der ersten Annahme anführen, obgleich ich — wie wohl neuerdings die meisten Autoren — davon überzeugt bin, daß in der Tat ein Zusammenhang zwischen Stiftchensäumen und Neurofibrillen besteht.

Ob es überhaupt möglich ist, diesen Zusammenhang genau zu beweisen, soll wegen der überaus großen Zahl und der geringen Größe der Stiftchen bezweifelt werden. Pütter (1908, S. 98) hat diese Frage ausführlich behandelt und ist zu dem Ergebnis gekommen, daß »der tatsächliche Nachweis ... mit unseren derzeitigen Hilfsmitteln unmöglich ist«. Der Autor geht sogar so weit, daß er die Annahme einer fibrillären Verbindung von Stiftchensaum und Neurofibrille überhaupt nicht gelten läßt, ob mit Recht, muß die weitere Forschung zeigen.

Anhang: Bildungszone des Auges.

Mit der Darstellung der Retinula (S. 666—674) wäre die Beschreibung des Augenkeiles erschöpft, denn die Tapetum- und Pigmentzellen sollen erst im Zusammenhang mit der Pigmentwanderung (S. 677—681) behandelt werden. Es ist daher wohl angebracht, an dieser Stelle eine Betrachtung über das Größenverhältnis der Kristallkegel und der Retinulae in verschiedenen Regionen des Auges einzuschieben; ferner soll hier die Frage erörtert werden, wo und in welcher Weise die Neubildung der Augenkeile stattfindet.

Auf S. 656 war dargelegt worden, daß die Zahl der Augenkeile mit von der Größe des Krebses abhängig ist. Ferner war schon die Vermutung ausgesprochen (S. 656), daß bei *Astacus* die Bildungszone des Komplexauges an der rostraden Augenseite zu suchen sei, da diese ausgezeichnet ist durch viele kleine unregelmäßige Zellen, die als Bildungszellen angesehen wurden. Die Richtigkeit dieser Annahme, welche nur auf Grund der Aufsichtsbilder der Cornea ausgesprochen wurde, konnte durch Schnitte (Hauptlängsschnitte [S. 654]) bewiesen werden.

Fig. 17 stellt einen solchen Hauptlängsschnitt dar, der außer den Augenkeilen und den vier Ganglien eine Übersicht der übrigen im Auge vorkommenden Gewebe gibt (Beschreibung S. 690). Die längsten Kristallkegel sind in dem distalen Teil des Auges, sie nehmen nach beiden Seiten (d. h. nach der linken [rostraden] und der rechten [caudaden]) gleichmäßig an Länge ab, während die Breite ungefähr dieselbe bleibt.

Eine ähnliche Erscheinung zeigt sich bei den Retinulae, doch sind die rostrad gelegenen Retinulae etwas kleiner als die der caudaden Seite; auch ist eine geringe Abnahme der Breite bemerkbar. Das Auge [rechtes] ist ferner asymmetrisch gebaut, denn die rechte (caudade) Hälfte enthält mehr Augenkeile als die rostrade, hat also ein größeres Gesichtsfeld. Bei dem linken Auge überwiegt ebenfalls auf der caudaden Hälfte die Zahl der Augenkeile; natürlich würde bei der Zeichnung eines Hauptlängsschnittes durch ein solches Auge die linke Bildseite die caudade sein.

Die Bildungszone oder auch Wachstumszone der Augenkeile befindet sich an der Grenze zwischen Augencalotte und dem Augenstiel und fast ausschließlich an der ganzen rostraden Seite (Fig. 17 *B. Z*).

Unter dem letzten wohlausgebildeten, proximal gelegenen Augenkeil der rostraden Seite (Fig. 17) liegen einige unvollständige Kristallkegel; diese bestehen in der Hauptsache nur aus den Kristallkörpern, die im Vergleich zu denen der anderen Augenkeile des Auges sehr dünn sind und deren Länge proximad abnimmt. Die zugehörigen Retinulae sind nur in der Anlage vorhanden und lassen ihre zukünftige Form noch nicht erkennen. Ihren Platz — also links unter der letzten vollständigen (proximal gelegenen) Retinula der rostraden Seite — nehmen längliche, dünne, pigmentierte Streifen von meist gebogener Form ein; sie erstrecken sich ziemlich weit in rostrader Richtung, ohne jedoch die Cuticula zu erreichen.

Proximal von den oben beschriebenen unvollständigen Kristallkegeln liegt ein großer Haufen undifferenzierter, kleiner länglicher Zellen, die frei von Pigment sind und die ebenfalls unregelmäßiges Aussehen haben. Sie befinden sich hauptsächlich an der rostraden Seite (d. h. in der Nähe der Cuticula) des Augenstieles; ihre Zahl nimmt in caudader Richtung ab, so daß die Basalmembran (S. 690) hier nur von zwei bis drei Zellenlagen bedeckt ist. Der übrige Hohlraum ist mit einer serösen Flüssigkeit ausgefüllt (S. 694).

Diese Zellen sind stets nur an der rostraden Region des Auges vorhanden, während an der caudaden Seite nahe der Cuticula nur wenige übereinander geschichtete Zellen vorhanden sind und die unvollständigen Kristallkegel, die schwarz pigmentierten Streifen usw. . . . jedoch vollkommen fehlen; dieser Hohlraum ist ebenfalls mit einer Blutflüssigkeit angefüllt (S. 694).

Es soll nun der Versuch gemacht werden, diese Befunde entwicklungsgeschichtlich zu deuten. Doch sei ausdrücklich darauf hingewiesen, daß auf fast allen Schnitten dieser Teil, die Bildungszone, durchweg sehr schlecht konserviert war, so daß die Zeichnung dieses

Abschnittes in Fig. 17 (*B. Z*) nach mehreren Schnitten kombiniert werden mußte.

Die meisten Veröffentlichungen über die Augenentwicklung beziehen sich auf die Embryonalentwicklung, während über die postembryonale Entwicklung der Augenstiele wenig bekannt ist.

Im allgemeinen entstehen die Augen der Decapoden aus einer Ectodermverdickung, aus dessen oberen Schichten die Cornea- und Kristallzellen hervorgehen, während die unteren Zelllagen die Pigmentzellen und die Retinulae ergeben. Nach Reichenbach (1886) liegen bei *Astacus* jedoch verwickeltere Verhältnisse vor, da an der Bildung noch die »Augenfalte, eine durch Einstülpung vom Ectoderm ins Innere gelangte Zellenmasse« beteiligt ist. Nach seiner Darstellung werden die Cornea- und Kristallzellen von der Epidermislage gebildet; das äußere Blatt der Augenfalte soll die Retinulae liefern — die späteren Stadien der Augenfalte hat Reichenbach nämlich nicht genau verfolgen können — während das innere Blatt mit dem Ganglion opticum in Zusammenhang steht. Die Pigmentzellen sollen aus eingewanderten Mesodermzellen hervorgehen.

Die Richtigkeit dieser Beschreibung Reichenbachs wurde bestritten von Carrière (1889), der u. a. darauf »hinwies, daß bei einem solchen Modus der Entwicklung der Retinulaschicht die Zellen derselben ursprünglich eine verkehrte Orientierung aufweisen, in dem ihr basales Ende gegen die Kristallkegelzellen, ihr oberes Ende aber gegen die Ganglienanlage gerichtet ist . . .« (Korschelt und Heider, S. 370). Nach der Ansicht Pattens, die auch Korschelt und Heider annehmen, hat »die Augenfalte mit der Bildung des Auges überhaupt nichts zu tun, sondern liefert lediglich Material zur Vergrößerung des optischen Ganglions«. Eine ähnliche Meinung vertrat Carrière (1889): »aus der Epithelverdickung gehen nicht nur Kristallkegel und Pigment, sondern auch die Retina hervor, aus der Außenwand der Augenfalte dagegen nicht Retina, sondern der äußere Abschnitt des Ganglion opticum.«

Über die Schicksale der Augenfalte kann ich natürlich nichts aussagen, doch glaube ich nach meinen Präparaten (Fig. 17 *B. Z*) über die postembryonale Entwicklung mitteilen zu können, daß aus den »oberflächlichen Schichten« der mehrschichtigen Ectodermverdickung die Cornea- und Kristallzellen hervorgehen, während aus den tieferen Schichten die Pigmentzellen und die Retinulae entstehen.

Dies würde ja übereinstimmen mit den Angaben Parkers (90) für den Hummer, Herricks (1889) für *Alpheus* und viele andre Decapoden.

C. Pigment und Pigmentwanderung.

Mit dem dioptrischen und recipierenden Apparat ist die Darstellung eines Augenkeiles noch nicht vollendet, denn es fehlen noch die Pigmente, die Pigmentzellen und schließlich die Pigmentwanderung. Da man diese weder ausschließlich dem einen noch dem anderen Abschnitt des Augenkeiles anschließen kann, folgt erst an dieser Stelle ihre Beschreibung.

Beim Flußkrebs unterscheidet man zwei Arten von Pigment. Die eine besteht aus feinen, tiefbraun bis schwarz erscheinenden Pigmentkörnchen, während die andere aus größeren Körnern, die in Klumpen zusammengeballt sind, gebildet wird. Letztere erscheinen bei durchfallendem Licht gelblich-hellbraun, bei auffallendem, reflektiertem Licht dagegen weißlich.

Die schwarzen Pigmentkörnchen finden sich in den Hauptpigmentzellen (Fig. 15 *H.Pg.Z*) bzw. in den Sehzellen (*Re*) und bilden das Iris- bzw. Retinapigment (Fig. 15 *J.Pg* bzw. *Re.Pg*); funktionell haben sie die Bedeutung, das schräg einfallende Licht zu absorbieren. Die andere Pigmentart kommt ausschließlich vor in den Tapetumzellen (Fig. 15 *Ta.Z*), die zwischen den Sehzellen liegen und nach Exner (1891) das sog. Tapetum bilden. Dieses hat den Zweck, Lichtstrahlen zurückzuwerfen, dient also als Reflektor.

Zuerst soll nun eine Beschreibung der Hauptpigmentzelle (S. 677—680) und der Tapetumzelle (S. 680) folgen; erst dann wird die Stellung des Iris- und Retinapigmentes (S. 681—690) bei verschiedener Beleuchtung erörtert werden.

Die Hauptpigmentzellen.

Zu jedem Augenkeil gehören zwei Hautpigmentzellen, auch Irispigmentzellen genannt, die sich von der Cornea (*Co*) bis zur Retinula (*Re*) erstrecken (Fig. 15 *H.Pg. Z*) (Parker [1890, 1895] nennt sie »distal retinular cells«; aus welchem Grunde, ist unklar).

Jede dieser Zellen kann in zwei sehr verschieden geformte Abschnitte zerlegt werden; der eine distale Teil reicht von der Cornea bis zum proximalen Ende des Kristallkörpers und an diesen schließt sich der zweite proximale Teil an, der bis zur Mitte der Retinulae verläuft.

Der distale Teil der Hauptpigmentzelle zeigt im Querschnitt (Fig. 6) ungefähr die Form eines rechten Winkels, dessen beide Seiten bis zur Mitte des Kristallkörpers sich erstrecken, diesen also wie eine Rinne umgreifen. Die beiden zu einem Augenkeil gehörenden Hauptpigment-

zellen liegen an zwei entgegengesetzten, den dorsalen und ventralen, Ecken des Kristallkörpers und bedecken seine vier Seiten bis zur Hälfte. Die anderen, noch freien Hälften werden umschlossen von den Seitenflächen der zu den benachbarten Augenkeilen gehörenden Pigmentzellen.

Diese etwas komplizierte Anordnung wird sofort ersichtlich an einem Querschnitt, der durch den proximalen Teil des Kristallkörpers gelegt ist. So sieht man auf Fig. 6, daß der Kristallkörper III, der ja seinerseits bekanntlich aus vier Kristallzellen besteht, vollständig von einem aus sechs Teilen zusammengesetzten Pigmentring umgeben ist. Die zu dem Augenkeil III gehörenden Pigmentzellen liegen an der ventralen (links unten) und der dorsalen (rechts oben) Ecke des Kristallkörpers und umschließen ihn bis zur Mitte. Die noch freien Seitenhälften werden bedeckt von Stücken benachbarter Pigmentzellen, die sich eng an die Seiten der Hauptpigmentzellen anschließen, so daß ein vollkommener Pigmentring entsteht.

Diese Beschreibung widerspricht den Angaben Parkers (1890, 1895), die er sowohl für *Astacus* als auch für den Hummer macht. Während er die Pigmentzellen vom Flußkrebs nur kurz erwähnt, geht er auf ihren Bau beim Hummer (1890) genauer ein.

Nach seinen Beobachtungen würde meine Darstellung nur zutreffen für den distalen Teil der Pigmentzelle also für den Abschnitt, der die Corneazellen umgibt. In dieser Höhe sind, so schreibt Parker (1890), die Augenkeile umgeben von sechs Pigmentzellen: zwei Zellen bedecken die dorsalen und ventralen Ecken, während die übrigen, noch freien Hälften von je einer Seite der benachbarten Pigmentzellen umgeben sind.

So weit stimmt Parker mit mir überein, doch nehmen nach seiner weiteren Beschreibung die Hauptpigmentzellen proximad an Seitenlänge zu, so daß der Kristallkörper nur mehr noch von zwei, keilförmig geformten Pigmentzellen umschlossen sei.

Beim Flußkrebs trifft dies aber nicht zu, wie man besonders gut auf Querschnitten durch Lichtaugen (vgl. Fig. 15) sehen kann, da bei diesen der distale Teil der Hauptpigmentzellen nur so viel Pigment enthält, daß man die in der Mitte des Kristallkörpers gelegenen Abgrenzungen der einzelnen Zellen erkennen kann (Fig. 5 III).

Jeder Kristallkörper ist also von der Cornea bis zu seinem proximalen Ende von sechs Pigmentzellen derart eingeschlossen, daß eine dichte Pigmentröhre entsteht (Fig. 5 III); an der Bildung der Cornea

sind, wie von früheren Autoren behauptet wurde, die Hauptpigmentzellen in keiner Weise beteiligt.

Der Kern der Hauptpigmentzelle (Fig. 5, 16 *K.H.Pg. Z*) liegt in der distalen Hälfte des Kristallkörpers, hat — der Gestalt der Zelle entsprechend — rechteckig gebogene Form und reicht ungefähr bis zur Mitte der Seiten (Fig. 5). Er ist nur auf entpigmentierten Schnitten (Fig. 16 rechts) zu sehen und zeigt einen geringen Reichtum an Chromatin.

Über das Cytoplasma dieser Zelle näheres mitzuteilen, ist mir — wie allen übrigen Autoren — nicht gelungen. Dies liegt wohl neben der geringen Größe hauptsächlich daran, daß das Plasma durch die Einwirkung der säurehaltigen Entpigmentierungsflüssigkeit für diffizile Untersuchung unbrauchbar wird.

Die oben beschriebene Form behalten die Pigmentzellen nur in ihrem ersten, distalen Abschnitt bei, der sich von der Cornea bis zu dem proximalen Ende des Kristallkörpers erstreckt. Von hier aus setzen sie sich fort in den vollkommen anders gestalteten, röhrenförmigen zweiten Teil.

Diese Gestaltsänderung findet nicht plötzlich statt, sondern ihr Übergang läßt sich an Querschnitten, die in Höhe des proximalen Teiles des Kristallkörpers gelegt sind, sehr gut nachweisen. Während (Fig. 6) der Kristallkörper III noch vollkommen von Pigmentzellen umgeben ist, ist der obere Teil des daneben liegenden Kristallkörpers II schon zum Teil von Pigment entblößt, weil eben seine dorsale (rechts oben) und ferner die untere, ventrale (aber zum Augenkeil I gehörende) Hauptpigmentzelle sich stark verjüngt haben. Die Pigmentzellen nehmen weiter stark an Seitenlänge ab, bis sie schließlich kreisförmige Gestalt annehmen.

Ein Schnitt durch den Kristallstiel (Fig. 7) zeigt uns die typische, runde Form dieser Zellen. Es liegen stets je zwei Pigmentzellen, die aber verschiedenen Augenkeilen angehören, zusammen und erstrecken sich so bis zu den Retinulae.

Diese Röhren liegen in der Verlängerung der dorso-ventral gezogenen Diagonalen des Kristallstieles und sind in ihrer distalen Hälfte vollkommen mit Pigment angefüllt (Fig. 15). Doch nimmt proximalwärts die Dichte des Pigmentes ab, so daß das untere Drittel vollkommen arm an Pigment ist. Gleichzeitig verringert sich der Umfang der Röhren (vgl. Fig. 15 und 16), so daß sie oberhalb der Retinula sehr dünn und daher äußerst schwer festzustellen sind.

Kristallstiel, wie auch Pigmentzellen liegen eingebettet in einer

serösen Flüssigkeit, auch Leibeshöhlenflüssigkeit genannt. In ihrem distalen Teil sind sie von dieser Flüssigkeit vollkommen umgeben (Fig. 7), während nach Fig. 8 in der Höhe des proximalen Teiles des Kristallstieles ein Hohlraum entsteht, in welchem die Pigmentzellen liegen.

Nach meiner Ansicht ist diese Bildung nur durch die Konservierung hervorgerufen worden, denn die Blutflüssigkeit ist, auch in dem distalen Teil des Augenkeiles, nur bei äußerst guter Konservierung erhalten, während sie im proximalen Teil selten gut konserviert ist und dann eben ein Bild entsteht, wie es Fig. 8 wiedergibt. Es wäre nun noch die Frage zu beantworten, wie weit sich die Hauptpigmentzellen in proximaler Richtung erstrecken. Nach meinen Beobachtungen verlieren sich die dünnen, röhrenförmigen Zellen in dem proximalen Teil der Retinulae. Ob sie die Basalmembran erreichen, wie es Parker (1890) für den Hummer und Trojan (1912) für *Palaemon* festgestellt haben, ist schwer zu sagen; auch Parker (1895) glaubt, daß die Hauptpigmentzellen in den Retinulae endigen. Genaueres läßt sich wegen der geringen Größe und anderen Gründen (S. 679) nicht feststellen.

Zu jedem Augenkeil gehören, wie ganz einwandfrei durch Serienquerschnitte festgestellt werden konnte, nur zwei Hauptpigmentzellen, die zusammen das Irispigment (Fig. 15 *J.Pg*) bilden. Szczawinska (1890, S. 545) gibt für jeden Augenkeil vier Hauptpigmentzellen an (cellules de l'enveloppe externe), desgl. Rosenstadt (1896). Doch sind diese Behauptungen unrichtig, denn Carrière (1885), der als Erster die Pigmentzellen beschrieben hat, und Parker (1895) haben ebenfalls nur zwei Pigmentzellen gefunden. Auch andre Decapoden, wie *Palaemonetes* (Parker 1897) und *Palaemon squilla* (Trojan 1912) besitzen stets nur zwei Pigmentzellen; Schneider (1902, 1908) hat über ihre Anzahl bei letzterem Krebs nichts ausgesagt.

Die Tapetumzellen.

Die Tapetumzellen, welche Parker (1895) als »accessory pigment cells« bezeichnet, liegen zwischen den freien Räumen der proximalen Enden der Retinulae (Fig. 15 *Ta. Z*) und sind durch ihr gelbliches Pigment gut zu erkennen. Sie füllen die proximalen Hohlräume zwischen den Retinulae, die durch Verjüngung der Sehzellen entstehen, vollkommen aus und legen sich eng an diese an. Ihre Form wird daher bestimmt durch die Retinulae und variiert ziemlich (vgl. Fig. 15 und 16).

Die Tapetumzellen reichen nur von der Basalmembran bis zur Mitte

der Retinulae, erstrecken sich also nicht in den subokularen Raum (vgl. Fig. 17 *s.o.R*) hinein, senden auch in diesen keine Fortsätze.

Ihre Zahl ist nicht leicht festzustellen, doch habe ich mit Hilfe von Serienquerschnitten durch Zählung der Kerne gefunden, daß zu jedem Augenkeil nur eine einzige Tapetumzelle gehört (Fig. 14 *K.Ta. Z*), wie auch schon Parker (1895) vermutet hat. Die Behauptung von Szczawinska, daß jeder Augenkeil sogar sieben Tapetumzellen enthalte, ist unrichtig. Die Verfasserin hat dies durch Querschnitte (1890, Fig. 9) durch die proximale Retinulahälfte zu beweisen versucht, hat jedoch übersehen, daß die Gebilde, welche sie als Tapetumzellen ansieht, in Wirklichkeit nur Fortsätze dieser Zelle sind.

Der Kern der Tapetumzelle (Fig. 14 *K.Ta. Z*) ist von ziemlicher Größe, hat ovale Form und liegt stets an der ventralen, caudaden Seite der zugehörigen Retinula (Fig. 14); er erinnert an die Kerne der Sehzellen. Beim Flußkrebs liegt er stets oberhalb der Basalmembran, und nicht im subokularen Raum, wie es nach Schneider (1902) häufig bei *Palaemon squilla* vorkommt.

Der Zellinhalt besteht aus hellbraunen Körnern, die sich oft zu Klumpen zusammenballen und in länglichen Streifen die Zelle durchziehen.

Bei durchfallendem Licht erscheint das Tapetum auf dünnen Schnitten hellbraun-gelblich, auf dickeren dagegen braun. Bei auffallendem Licht sieht man es als leuchtend weiße Masse, kann dann also genau die Umrisse der Zellen verfolgen und die oben gemachten Mitteilungen über ihre Größe, wie sie durch starke Vergrößerung bei durchfallendem Licht gewonnen waren, voll und ganz bestätigen. Die Schnitte dürfen in diesem Fall nicht gefärbt werden.

Die Pigmentwanderung.

Die äußerst interessante Erscheinung der Pigmentwanderung ist zuerst gefunden von Stefanowska (1889) bei Insekten; fortgesetzt wurden diese Untersuchungen von Szczawinska (1890), welche auch die Komplexaugen der Krebse (darunter *Astacus*) und der Arachnoiden berücksichtigte. Grundlegend waren jedoch die Veröffentlichungen von Exner (1891), der in sehr ausführlicher Weise das Pigment und seine Erscheinungen bei vielen Krebsen und Insekten beschrieb.

Daß die Pigmentwanderung verhältnismäßig erst so spät gefunden ist, trotzdem das Pigment schon von Johs. Müller (1826) beschrieben wurde, liegt wohl daran, daß es ziemlich schwer ist, sie hervorzurufen. Die Versuchstiere müssen vollkommen frisch und lebens-

kräftig sein, denn bei abgematteten Tieren gelingt sie selten oder nur unvollkommen.

Um die Lichtstellung des Pigmentes hervorzurufen, wurden die Krebse hellem, zerstreutem Tageslicht, wie es auch Exner schon getan hat, ausgesetzt, es wurde aber direktes Sonnenlicht stets vermieden. Um dagegen die Dunkelstellung zu erhalten, wurden die Krebse in einem kleinen Behälter in die Dunkelkammer gesetzt. Die Verschiebung des Pigmentes fand nur sehr langsam statt, denn nach vier- bis sechsstündigem Verweilen in vollkommener Dunkelheit war sie noch nicht vollkommen gelungen. Dies liegt meines Erachtens daran, daß die Krebse — zu diesen Versuchen dienten stets Krebse, die sich gerade gehäutet hatten — durch den Häutungsprozeß sehr erschöpft waren und daher wenig auf Lichtreize reagierten. Wenn jedoch die Tiere über Nacht, also 15—20 Stunden, in der Dunkelheit blieben, war die Pigmentwanderung vollkommen eingetreten.

Eine Schwierigkeit bestand darin, die Augen zu konservieren, ohne sie dem Licht auszusetzen. Heißes Wasser, wie Parker (1895) es versucht hat, wurde nicht gebraucht, sondern die ganzen Krebse wurden in der Dunkelheit in die Konservierungsflüssigkeit (Maximow oder konzentrierte, wäßrige Sublimatlösung) gelegt. Nach Ablauf von 1—4 Stunden sind die natürlich abgetöteten Tiere an das Tageslicht gebracht worden und die Augen herauspräpariert, um ein besseres Eindringen der Konservierungsflüssigkeit zu ermöglichen.

Die Pigmentverschiebungen sind stets mit Hilfe der Schnittmethode festgestellt, Versuche mit dem Augenspiegel wurden, da sie zu weit abführten, nicht gemacht.

Bei einem Lichtauge

erstreckt sich das Irispigment (Fig. 15 *J.Pg*) in den Hauptpigmentzellen (*H.Pg. Z*) von der Cornea bis ungefähr zur Mitte ihres röhrenförmigen Fortsatzes (S. 679); in der Cornea selbst und in den Kristallkegeln ist, wie Schultze (1868) angenommen hat, kein Pigment enthalten.

Das Pigment bedeckt und umhüllt in gleichmäßiger Dichte vollständig den Kristallkörper (Fig. 6). Es werden daher alle ziemlich schräg einfallenden Lichtstrahlen, die durch den als Linsencylinder wirkenden Kristallkörper gegen seine Seitenwände gebrochen werden, von dem Pigment absorbiert.

In dem röhrenförmigen Abschnitt der Hauptpigmentzelle erstreckt sich das Pigment etwas über die Mitte des Kristallstieles hinaus, doch treten oft kleine Abweichungen auf, indem es noch weiter proximal-

wärts auftritt, ja es kann sogar eine dünne Lage von Pigmentkörnchen fast die distale Ecke der Retinula erreichen. Dies hängt ab erstens von der Intensität des Lichtes, die sicherlich bei den Versuchstieren eine wechselnde war, und zweitens treten, wie auch schon PARKER (1895) festzustellen glaubte, individuelle Verschiedenheiten auf (S. 687).

Die Isolierung, die in diesem zweiten Abschnitt hervorgerufen wird, ist im Vergleich zu der des Kristallkörpers eine sehr unvollkommene (vgl. Fig. 6 und 7); es werden nur solche schräg einfallenden Lichtstrahlen absorbiert, welche in der dorso-ventral verlaufenden Medianebene des Kristallkegels liegen. Ob dies irgendwie aus der physikalischen Beschaffenheit des Kristallkegels, d. h. vielleicht aus seinem Brechungsvermögen zu erklären ist, wurde nicht untersucht.

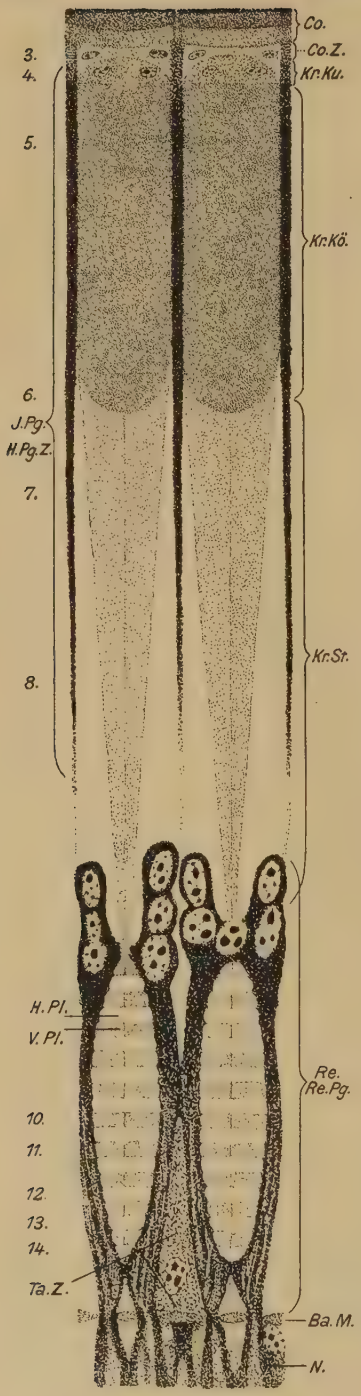
Beim Retinapigment

liegen die Verhältnisse bedeutend einfacher (Fig. 15 *Re.Pg*). Wie schon früher erwähnt (S. 677), setzt es sich ebenfalls aus den feinen tiefbraun bis schwarz erscheinenden Pigmentkörnchen zusammen, die erstens in dem Protoplasma der Sehzellen liegen (Fig. 15) und ferner den subokularen Raum (Fig. 17 *s.o.R*) ausfüllen, d. h. die Retinafasern vollkommen einhüllen. Das Retinapigment befindet sich also nicht, wie GRENACHER angenommen hat, in besonderen »Retinapigmentzellen«, sondern in den Sehzellen und tritt niemals in das Rhabdom ein. Bei einem Lichtauge (Fig. 15) liegt die Hauptmasse des Pigmentes in der distalen Hälfte der Retinula, die Dichte nimmt distad zu, ist also zwischen den Kernen am größten. Es umhüllt vollständig den proximalen Teil des Kristallstieles, den die Sehzellen bekanntlich kelchförmig umgreifen.

In der proximalen Retinulahälfte ist weniger Pigment vorhanden, es erstreckt sich in bandförmigen Streifen zum subokularen Raum, der ebenfalls noch von Pigment erfüllt ist. Daß die Kernzone der Sehzellen, wie SZCZAWINSKA behauptet, frei von Pigment bleiben soll, stimmt nicht (Fig. 15), denn sie erscheint bei Lichtaugen vollkommen in Pigment eingebettet.

Die Bedeutung dieser Pigmentlage für das Lichtauge ist eine ähnliche wie die des Irispigmentes; sie dient ebenfalls zur Absorption schräg einfallenden Lichtes.

Alle Lichtstrahlen, deren Einfallsebenen mit der optischen Achse des Augenkeiles stark divergieren, werden, wie oben erklärt worden ist, zum größten Teil durch das Irispigment absorbiert; doch können trotzdem unter günstigen Umständen Strahlen von benachbarten Augenkeilen das Rhabdom erreichen. Diese werden aber dann von dem Retinapigment



aufgefangen, und es trifft also nur solches Licht das Rhabdom, das annähernd in Richtung der Hauptachse dieses Augenkeiles einfällt.

Bei einem Dunkelauge liegen die Verhältnisse ganz anders, das Pigment ist gewandert. Das Irispigment erstreckt sich nur noch von der Cornea bis zum proximalen Ende des Kristallkörpers (Fig. 16 *J.Pg*), den es in ähnlicher Weise wie beim Lichtauge vollkommen umhüllt. In dem zweiten proximalen Teil der Hauptpigmentzelle ist kein Pigment enthalten, die Röhren sind bei vollkommener Dunkelstellung ganz pigmentfrei. Es kommt jedoch vor, daß in ihrem distalen Abschnitt noch etwas Pigment enthalten ist; dies liegt teils an der unvollkommenen Wanderung, möglich ist jedoch die Annahme, daß bei verschiedenen Tieren geringe Abweichungen auftreten. Dadurch, daß das Pigment der Zellfortsätze distal gewandert ist, enthält der eigentliche Zellkörper viel mehr Pigment als beim Lichtauge und die Isolierung gegen die benachbarten Augenkeile ist also eine noch vollkommenere als bei diesem.

Von einer Wanderung der ganzen Hauptpigmentzelle, wie z. B. bei *Palaemon*, ist bei *Astacus* keine Rede; auf

Fig. 15. Längsschnitt durch zwei Augenkeile; das Pigment befindet sich in Lichtstellung. (Licht-Hellauge.) Die Zahlen *3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 13, 14* geben die ungefähre Schnitthöhe dieser Querschnitte an. *Co*, Cornea; *Co.Z*, Corneazelle; *Kr.Ku*, Kristallkuppe; *Kr.Kö*, Kristallkörper; *Kr.St*, Kristallstiel; *Re*, Retina; *Re.Pg*, Retinapigment; *H.Pg.Z*, Hauptpigmentzelle; *I.Pg*, Irispigment; *Ba.M*, Basalmembran; *N*, Nervenfaser; *Ta.Z*, Tapetumzelle; *H.Pl*, Halbplatte; *V.Pl*, Viertelplatte.

Querschnitten durch Dunkelaugen ist stets der röhrenförmige Abschnitt zu verfolgen, es verschiebt sich also nur das Pigment innerhalb der Zelle. Die Dunkelstellung des Pigmentes ermöglicht es nun, daß diejenigen Lichtstrahlen, die unter einem nicht zu schrägen Winkel die Cornea treffen, also nicht von dem Pigment des Kristallkörpers absorbiert werden, in Rhabdome benachbarter Augenkeile einfallen können und so die Lichtwirkung verstärken.

Während die Wanderung des Irispigmentes schwer eintritt, ist es leichter, die Dunkelstellung des Retinapigmentes hervorzurufen, welches ebenfalls proximal gewandert ist. Bei vollkommen eingetretener Verschiebung befindet sich in der Retinula kein Pigment (Fig. 16), d. h. die einzelnen Sehzellen sind vollkommen pigmentfrei. Die Retinula kann also sowohl von den Lichtstrahlen ihres Augenkeiles als auch von solchen benachbarter Kristallkegel getroffen werden. Es wird somit die Lichtstärke erhöht; wir haben es in diesem Falle mit einem typischen Superpositionsauge zu tun. Das proximal gewanderte Pigment, welches sich bei Lichtaugen zumeist in den Sehzellen befand, befindet sich im subocularen Raum

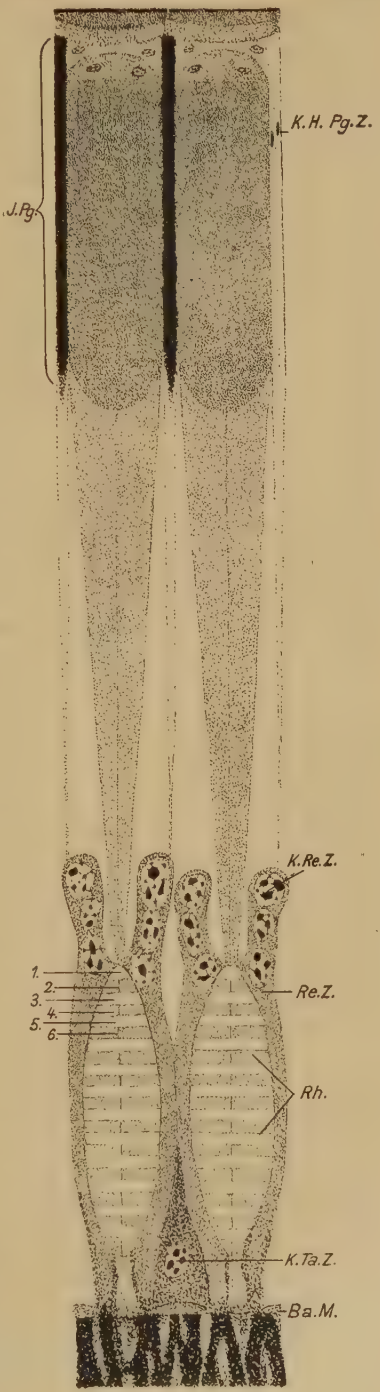


Fig. 16. Längsschnitt durch zwei Augenkeile eines Dunkelauges. Das Pigment der rechten Hauptpigmentzellen ist nicht gezeichnet worden, um ihre Kerne sichtbar zu machen. *K.H.Pg.Z*, Kern der Hauptpigmentzelle; *Re.Z*, Retinulazelle; *K.Re.Z*, Kern der Retinulazelle; *Rh*, Rhabdom; *K.Ta.Z*, Kern der Tapetumzelle; *Ba.M*, Basalmembran. Bedeutung der Zahlen *1—6* siehe S. 669...

zwischen den Retinafasern, die kaum noch wegen der Pigmentanhäufung zu erkennen sind (Fig. 16 und vgl. Fig. 15).

Es sind bisher die beiden extremen Fälle der Hell- und Dunkelstellung beschrieben worden; es können jedoch Übergänge von der einen zur andern Stellung auftreten. So zeigen Dämmerungsaugen, daß das Irispigment sich noch zum Teil in dem röhrenförmigen Abschnitt der Hauptpigmentzelle befindet. Auch ist in diesem Fall nur die distale Hälfte der Retinula pigmentfrei, d. h. die Kerne sind nicht mehr von Pigment umgeben, während der proximale Teil jedoch noch viel Pigment enthält.

Ein ähnliches Bild tritt auf, wenn man Dunkelaugen nicht zu lange Zeit ans Tageslicht bringt und dann konserviert. Auch in diesem Falle ist ein Übergang von der Dunkel- zur Lichtstellung zu beobachten.

So weit die Darstellung des Iris- und Retinapigmentes. Wie steht es nun mit dem Tapetum? Nimmt auch dieses eine wechselnde Stellung ein bei verschiedener Beleuchtung oder ist seine Lage konstant?

Meine Untersuchungen haben ganz einwandfrei gezeigt, daß die Stellung des Tapetum stets unverändert ist, auch bei ganz verschiedenen Lichtverhältnissen. Auf den ersten Blick scheint dies in Widerspruch zu stehen mit den Ergebnissen, die bei anderen Decapoden gefunden wurden, denn bei vielen nahe verwandten Krebsen wandert auch das Tapetum, ja sogar die ganze Tapetumzelle.

Ein Blick auf die Abbildungen (Fig. 15 und 16) zeigt, daß bei *Astacus* die Tapetumzelle von der Basalmembran und den Retinulae vollkommen eingeschlossen ist; es kann somit keine Verschiebung der ganzen Zelle eintreten. Aber trotzdem wäre ja eine Wanderung seines Pigmentes möglich; diese tritt ebenfalls nicht ein, denn es konnte auch nicht die geringste Abweichung in der Lage des Tapetum bei Licht- und Dunkelaugen festgestellt werden. Dies hat schon Parker (1895) vermutet, während Szczawinska (1890) sowohl eine Wanderung des Tapetum als auch eine Veränderung der Tapetumzelle annahm, was jedoch nicht zutrifft.

Es wäre hier ferner wohl die Frage angebracht, ob das Irispigment nicht mit dem Retinapigment in irgend einer Beziehung steht. Nach meinen Untersuchungen ist dies jedoch nicht der Fall, trotzdem für eine Trennung beider Pigmente eigentlich kein Grund vorliegt.

Trojan (1912) behauptet, daß bei *Palaemon* jeder Augenkeil von einer aus zwei Zellen bestehenden, pigmentführenden Plasmascheide umgeben sei, die von dem Kristallkegel bis in den subokularen Raum

führt und daß »diese zwei Zellen die einzigen pigmentführenden Elemente des Ommas sind«.

Bei *Astacus* liegen die Verhältnisse ganz anders, denn das Pigment liegt in den Sehzellen (Fig. 10—14) und umlagert diese nicht in Form eines Mantels, wie es bei *Palaemon* der Fall ist. Möglich ist jedoch die Annahme, die in ähnlicher Weise schon von Rosenstadt (1896) ausgesprochen wurde, daß die Hauptpigmentzelle mit den Sehzellen in Verbindung steht und daß »eine Art Pigmentinfiltration der Irispigmentzellen stattfindet«. Diese Vermutung wird wohl bestärkt durch die Tatsache, daß häufig bei starker Beleuchtung die Pigmentkörnchen sich ungefähr bis zur Retina erstrecken, also ein Pigmentaustausch zwischen den Hauptpigmentzellen und Sehzellen wohl stattfinden kann.

Es ist also festgestellt, daß nur das Iris- und Retinapigment zu wandern vermag, während das Tapetum seine Lage bei verschiedener Belichtung stets unverändert beibehält. Durch die Pigmentwanderung wird ermöglicht, wie oben näher auseinandergesetzt worden ist, daß das sehr empfindliche Rhabdom vor übermäßig großen Lichtmengen geschützt wird, anderseits wird aber durch die Dunkelstellung erreicht, daß letzterem möglichst viel Licht zugeführt wird, um dem Krebse auch im Dunkeln ein gutes Sehen zu gestatten.

Die Pigmentwanderung wird nicht nur beeinflußt durch die Intensität des Lichtes, sondern auch die Qualität, d. h. die Wellenlänge der Lichtstrahlen spielt eine große Rolle. So fand v. Frisch (1908), daß »bei *Deilephia* der Übergang vom Dunkelauge zum Lichtauge durch die kurzwelligen Strahlen des Spektrums am raschesten herbeigeführt wird«. Dies wurde bestätigt von Demoll (1911). Ferner scheint auch die Temperatur nicht ohne Einfluß auf die Pigmentwanderung zu sein, denn Congdon (1907) stellte fest, daß das Retinapigment von *Palaemonetes* und *Cambarus* bei Temperaturerniedrigung distal und bei Erhöhung der Temperatur proximal wandere; die Wirkungen der Temperatur sind jedoch bedeutend schwächer als die des Lichtes.

Zum Schluß wäre zu erörtern, welche Reize die Pigmentwanderung hervorrufen, d. h. »ob die Pigmentverschiebungen im Krebsauge direkte Lichtwirkungen oder ob sie reflektorisch ausgelöste Bewegungen sind« (Exner). Ferner wäre festzustellen, ob beide Augen diese gleichzeitig ausführen oder voneinander unabhängig sind.

Letztere Frage war leicht zu beantworten, denn die angestellten Versuche ergaben sofort, daß die Pigmentwanderung in dem einen Auge vollkommen unabhängig von der des anderen ist. Wurde z. B. ein Auge, gleichgültig ob das rechte oder das linke, mit einer schwarzen,

undurchsichtigen Kappe bedeckt, so trat in diesem typische Dunkelstellung ein, während das andre Auge seine Lichtstellung vollkommen beibehielt. Ähnliches wurde versucht bei Dunkeltieren, indem ebenfalls ein Auge verdeckt und das Tier dann dem Licht ausgesetzt wurde; während dies eine Auge in der Dunkelstellung verharrte, ging bei dem andern unbedeckten Auge das Pigment vollkommen in die Lichtstellung über. Es konnte also eine vollständige Unabhängigkeit beider Augen nachgewiesen werden, während dagegen v. Frisch (1908) eine Abhängigkeit der Pigmentstellungen beider Augen (bei *Palaemon*) für wahrscheinlich hält. Es braucht wohl nicht besonders bemerkt zu werden, daß diese Versuche häufiger angestellt wurden, um Trugschlüsse zu vermeiden.

Die andere Frage nach der Ursache der Pigmentwanderung konnte vorerst nicht vollständig gelöst werden; ob überhaupt gerade der Flußkrebs das geeignete Objekt für solche Untersuchungen ist, mag stark bezweifelt werden. Auf den ersten Blick sollte man glauben, daß folgender Versuch eine befriedigende Antwort geben würde.

Man exstirpiert Dunkeltieren bzw. Lichttieren die in Dunkel- bzw. Hellstellung befindlichen Augen und setzt erstere hellem Tageslicht, die Lichtaugen dagegen andauernder Dunkelheit aus. Wenn dann keine Veränderung des Pigmentes eintritt, das Pigment also trotz der entgegengesetzten Beleuchtung nicht wandert, so wäre die Frage doch dahin beantwortet, daß »die Pigmentwanderungen reflektorisch ausgelöst würden«.

Dies glaubte schon Exner annehmen zu dürfen, doch sind nach meiner Ansicht diese Versuche deshalb nicht exakt, weil infolge Absterbens des Gewebes — das auch durch Einlegen in physiologischer Kochsalzlösung oder Ringer-Lockescher Lösung, wie ich es versucht habe, nicht genügend lange verhindert wird — keine Pigmentwanderung mehr eintreten kann. Es braucht nur daran erinnert zu werden, daß die Pigmentwanderung nur bei ganz lebensfrischen Tieren eintritt, ein Umstand, der bei Deutung obiger Versuche stark zu berücksichtigen ist.

Meine Versuche ergaben, daß Lichtaugen, die — in Ringerscher Lösung liegend — der Dunkelheit ausgesetzt wurden, ihre Lichtstellung beibehielten und keinen Übergang zur Dunkelstellung zeigten. Dasselbe trifft zu, wenn exstirpierte Lichtaugen weiterhin in diffusem Tageslicht verblieben. Dagegen schien es, daß bei exstirpierten Dunkelaugen die Dunkellage des Pigmentes sich etwas verschob, so daß eine Pigmentstellung eintrat, wie sie häufig bei Dämmerungstieren gefunden

wurde. Bemerkenswert ist, daß dieser Übergang sowohl stattfand, wenn die Augen in der Dunkelheit verblieben, als auch, wenn sie dem Lichte ausgesetzt wurden.

Diese Versuche können jedoch vorerst nicht zur endgültigen Lösung der Frage benutzt werden, denn es bedarf noch vieler anderer Versuche, um der Beantwortung näher zu kommen.

Eine hinreichende Erklärung ist übrigens noch nicht, trotz vieler mühsamer Versuche gegeben worden. Die Annahme der reflektorischen Auslösung der Pigmentwanderung würde an Wahrscheinlichkeit gewinnen, wenn »eine nervöse Verbindung der Iriszellen im Superpositionsauge« nachgewiesen wäre, was aber bis jetzt vollkommen mißlungen ist. Ferner sprechen die Versuche v. Frischs mit elektrischer Reizung nicht für das Bestehen einer Reflexbahn.

Demoll (1910, 1911) glaubt gefunden zu haben, daß die »Belichtung der proximalen Teile der Irispigmentzellen Hellstellung bedingt« und daß ferner die Rhabdome an der Pigmentwanderung unbeteiligt sind. »Anderseits übt auch das Nervensystem (Cerebral- und Opticusganglion) einen Einfluß auf das Pigment aus; es geht von ihm ein Tonus aus, der eine Anhäufung des Pigments im distalen Teil der Zelle bedingt. Diese beiden Prozesse greifen nun in der Weise ineinander ein, daß im Dunkeln der Tonus Dunkelstellung bewirkt. Der Tonus kann zentral aufgehoben werden durch Schlafzustand der Tiere, sowie durch Narkose. Peripher wird er unterbrochen, sobald die proximalen Teile der Irispigmentzellen, die er zu passieren hat, vom Licht getroffen werden, gleichgültig ob diese Partien Pigment enthalten oder nicht« (1910).

Diese Erklärung ist jedoch meines Erachtens unvollständig, weil sie nicht für die Komplexaugen der Crustaceen zutrifft. Denn an der Pigmentwanderung nimmt, wie Trojan ganz zutreffend bemerkt, nicht nur das Irispigment, sondern auch gleichzeitig das Retinapigment teil und Demolls Erklärungen gelten augenscheinlich nur für eine Wanderung des Irispigmentes und berücksichtigen nicht die des Retinapigmentes.

Eine andere Erklärung gibt Trojan auf Grund seiner Untersuchungen bei *Palaemon*. Er behauptet, daß sich die Wanderung des Pigmentes wie auch des Tapetum nur unter dem Einfluß des Nervensystems vollziehe. Er sagt S. 335: »Pigment- und Tapetumzellen stehen unter dem Einfluß des Nervensystems. Gesteigerte Lichtreize wirken von den Rhabdomen aus, gewaltsame Eingriffe wie Exstirpation, Dekapitieren und sagittales Halbieren des Tieres von den zentralen, nervösen Organen aus lähmend, worauf der Expansionszustand der beiden Zell-

arten erfolgt. Dieses Verhalten wird auch sonst an andern Pigmentzellen beobachtet und ist daher normal, und deshalb möchte ich weder den Pigment- noch den Tapetumzellen der Facettenaugen eine Sonderstellung einräumen.«

Wie weit letztere Theorie richtig ist, muß jedoch erst die weitere Forschung ergeben.

III. Der Bau der Ganglien.

A. Allgemeine, kurze Beschreibung.

Die vier Ganglien.

Einen Überblick über die Lage und Größe der zwischen dem Nervus opticus und der Retina eingeschalteten Ganglien gewinnt man am besten auf einem Hauptlängsschnitt. Es sind im ganzen (Fig. 17) vier große Ganglien vorhanden, die ungefähr in der Mitte des Augenstieles liegen.

Auf das distale, direkt unter dem subokularen Raum (*s.o.R*) gelegene Ganglion (I) folgen in proximaler Richtung das II., III., IV.; an das letztere schließt sich der Nervus opticus an. Die einzelnen Ganglien sind in Form und Größe sehr voneinander verschieden; während das erste (I) und auch noch das zweite (II) konvex gebogen ist, zeigt das dritte (III) ellipsoide und das vierte und größte (IV) fast kreisförmige Gestalt.

Die Ganglien bestehen, wie später (S. 697) genauer auseinander gesetzt wird, in der Hauptsache aus der Punktsubstanz, den Ganglienzellen, die diese umgeben, und endlich noch aus den Neurogliazellen.

Die proximalen Teile der Retinulae laufen bekanntlich (S. 672) in Nervenfasern aus, die den subokularen Raum in gerader Richtung durchlaufen und im ersten Ganglion endigen. Von hier aus wird der Reiz mit Unterbrechungen im II., III., IV. Ganglion, welche untereinander durch Commissuren verbunden sind, weitergeleitet in den Nervus opticus; dieser verjüngt sich sehr stark und tritt an den Lobi optici in das Ganglion supraoesophagum ein (Keim 1915).

Auf diese kurze Topographie der vier Ganglien (Fig. 17) soll zuvor eine Beschreibung der Basalmembran, des subokularen Raumes und der übrigen im Augenstiel vorkommenden Gewebe folgen, da diese wohl am besten an dieser Stelle eingefügt werden kann.

Die Basalmembran.

Unter der Basalmembran versteht man beim Komplexauge keine strukturlose Membran, sondern bezeichnet mit Basalmembran (Grenz-

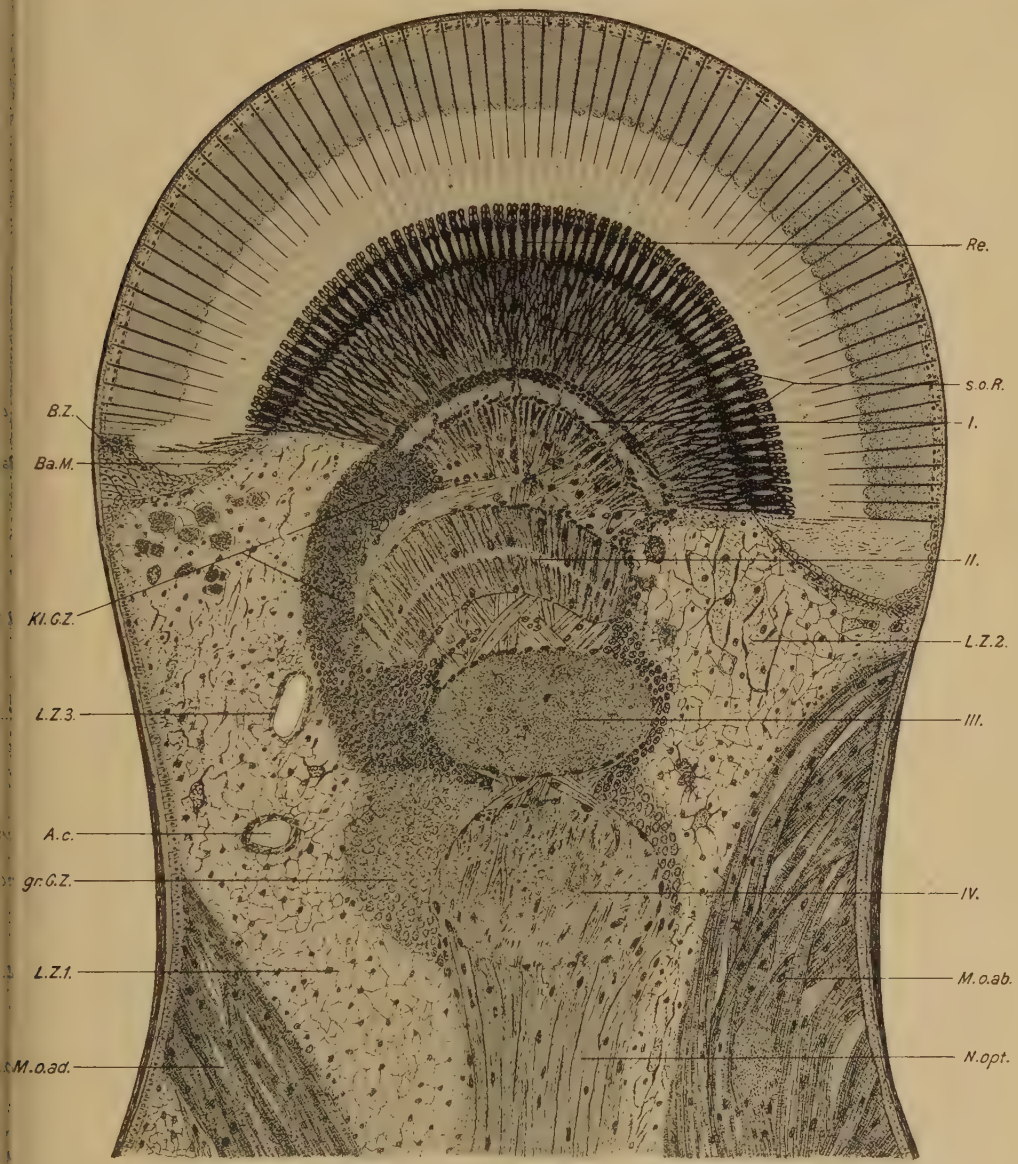


Fig. 17.

Hauptlängsschnitt[1]) durch ein rechtes Auge. *Re*, Retina; *s.o.R*, suboculärer Raum; *B.Z*, Bildungszone des Auges; *Ba.M*, Basalmembran; *gr.G.Z*, große Ganglienzellen; *kl.G.Z*, kleine Ganglienzellen; *L.Z*, *1*, *2*, *3*, LEYDIGsche Zellen 1., 2., 3. Ordnung; *N.opt*, Nervus opticus; I, II, III, IV, erstes bis viertes optisches Ganglion; *M.o.ad*, Musculus oculi adductor; *M.o.ab*, Musculus oculi abductor; *A.c*, Ast der Arteria lateralis cephalica.

[1]) Nach mehreren Schnitten zusammengesetzt (vgl. S. 675/676).

lamelle, Membrana fenestrata . . .) diejenige aus ineinander verflochtenen Bindegewebsfasern bestehende Schicht, welche das ganze Auge in zwei Teile trennt (Fig. 17 *Ba.M*). Der eine distale Abschnitt entspricht ungefähr der Augencalotte und enthält die Augenkeile, während der andere proximale Teil den übrigen Augenstielen (Ganglien usw.) entspricht (Fig. 17 *Ba.M*). Die Basalmembran befindet sich an dem proximalen Ende der einzelnen Augenkeile (Fig. 15, 16) und ist konvex gebogen, indem sie sich der Form der Cornea stark anpaßt (Fig. 17). Nach den Augenrändern zu, d. h. dem Übergang von der Cornea in den Augenstiel, geht sie in eine dicke, mehrschichtige Bindegewebslage über (S. 675), während sie sonst ziemlich dünn ist.

Auf Querschnitten sieht man, daß die Basalmembran gleichmäßig stark durchlöchert ist; auch erkennt man hier am besten ihre Zusammensetzung aus Bindegewebsfasern, die sich in streng regelmäßiger Weise ineinander verflechten. Diese Struktur gleicht einem Netz mit quadratischen Maschen von meist derselben Größe. Durch diese Maschen gehen die stark mit Pigment umgebenen Neurofibrillenbündel der Retinulazellen in vollkommen regelmäßiger Anordnung hindurch. Es treten nun durch eine einzige Masche nicht alle sieben Neurofibrillenbündel eines Augenkeiles in den subokularen Raum ein, sondern diese verteilen sich auf vier benachbarte Maschen, d. h. also: durch jede Masche gehen einzelne Nervenfasern von drei bis vier Augenkeilen.

Ferner gibt es noch kleinere Öffnungen, die den Eintritt der Blutflüssigkeit in den distalen Augenabschnitt (Augenkeile) ermöglichen. Über die Versorgung des Auges mit Blut wird an andrer Stelle berichtet (S. 693).

Den Durchgang der Neurofibrillenbündel durch die Basalmembran fand in ähnlicher Weise Parker beim Hummer (1890) und Flußkrebs (1895); er besteht ferner nach Viallanes (1892) bei *Palinurus*, nur besitzt bei diesem Krebs die Basalmembran fünf Öffnungen statt vier.

Der suboculare Raum.

Die durch die Basalmembran austretenden Nervenfasern der einzelnen Augenkeile verlaufen in meist gerader Richtung durch den subokularen Raum hindurch bis zum ersten Augenganglion; den Zwischenraum zwischen der Basalmembran und dem ersten Ganglion bezeichnet man also mit Subocularraum oder suboculare Raum (Fig. 17 *s.o.R*). Dieser ist zum größten Teil nur von den mit Pigment (Hell- und Dunkelstellung ändern die Menge des Pigmentes, vgl. S. 685)

umgebenen Nervenfasern ausgefüllt und erhält durch diese ein charakteristisches Aussehen.

Außer den zwischen den Nervenfasern liegenden Bindegewebszellen kommen noch viele Blutkapillaren vor.

Bindegewebe, Blutgefäße, Muskulatur.

Das Bindegewebe, das von der später beschriebenen Neuroglia wohl zu trennen ist, ist ziemlich lockerer Natur und besteht aus sog. Leydigschen Zellen aller drei Ordnungen.

Die Leydigschen Zellen erster Ordnung, die den größten Teil des Bindegewebes ausmachen, sind langgestreckte, sehr unregelmäßig geformte Zellen, deren Zellwand aus vielen Fibrillen besteht, während das im Innern befindliche Gerüst sehr locker und fädig ist (Fig. 17 [*L. Z* 1]). Die Zellen zweiter Ordnung (*L. Z* 2) unterscheiden sich von den ersteren dadurch, daß die sehr unregelmäßig geformten Wandungen verdickt sind; auch das Innengerüst hat bedeutend an Festigkeit zugenommen. Diesen beiden Zellarten stehen die Leydigschen Zellen dritter Ordnung gegenüber, die an der Bildung der Gefäße großen Anteil haben. Nach Schneider (1902, 1908) bestehen die Gefäßwandungen bei *Astacus* aus drei Schichten, die ich auch für die Augengefäße gefunden habe (*L. Z* 3). Auf die innerste Schicht, die Intima, folgt eine zweite ein- oder mehrschichtige Zellenschicht, aus welcher die Intima hervorgeht. Eine dritte Lage, die Externa oder Adventitia, schließt das Gefäß nach außen ab. Intima und Externa entstehen nun aus Leydigschen Zellen dritter Ordnung, die ebenfalls an der Bildung der häufig vorkommenden Blutlakunen beteiligt sind. Diese treten in verschiedener Größe im Bindegewebe auf und sind durchaus unregelmäßig verteilt, so daß eine genaue Lagebeschreibung unmöglich ist.

Von den Blutgefäßen, die das Auge versorgen, sind hervorzuheben die Arteria optica und die Arteria oculomotoria von der Arteria lateralis cephalica kommend. Erstere verläuft in direkter Richtung an der rostraden Augenseite und mündet wohl, wie noch an anderer Stelle auseinandergesetzt werden wird, direkt unter der Bildungszone (Fig. 17 *B.Z*) des Auges; aus ihren Kapillaren gelangt das Blut in den am Augenrand gelegenen, ringsum verlaufenden Hohlraum. Unter der Basalmembran (*B.M*) befinden sich an dieser Stelle viele Blutbildungszellen mit wohlausgeprägten, großen Kernen; die größte Blutdrüse liegt nach Schneider an der Arteria ophthalmica über dem Magen. Sie versorgt die Ganglien; ihre Kapillaren finden sich sowohl in der Punktsubstanz als auch zwischen den Ganglienzellen. Ein

besonders dichtes Netz von feinen Äderchen liegt über dem ersten Ganglion in dem subokularen Raum; von hier treten sie durch die Maschen der Basalmembran in den distalen Augenteil ein und erfüllen die Zwischenräume zwischen den einzelnen Augenkeilen, besonders zwischen den Kristallkegeln mit Blutflüssigkeit.

Zuletzt soll noch die Augenmuskulatur kurz erwähnt werden, die von Schmidt 1914 ausführlich beschrieben worden ist. Fig. 17 zeigt zur Rechten den großen Musculus oculi abductor, der wegen seiner gedrehten Fasern eine Rotation des Auges hervorrufen kann. Bedeutend kleiner ist der Musculus oculi adductor, der an der rostraden Seite liegt und ebenfalls — aber wegen seiner schrägen Lage — eine Drehung des Augenstieles um die Längsachse ermöglicht.

Innerviert werden diese Muskeln durch den Nervus oculomotorius, der neben dem Nervus opticus verläuft und viele Zweige in das Bindegewebe entsendet (Keim 1915).

B. Genauere Darstellung der Histologie der Ganglien.

Nach der kurzen, topographischen Übersicht über den Bau der vier Ganglien und der sie umgebenden Gewebe (S. 690—694) soll zum Schluß eine eingehendere Beschreibung der Ganglien erfolgen. Es muß jedoch ausdrücklich bemerkt werden, daß diese Ausführungen keine erschöpfende sein konnten, da die speziellen Nervenfärbungsmethoden (Golgi und Methylenblau usf.) trotz vieler Versuche keine klaren Präparate ergeben haben und da anderseits infolge äußerer Umstände die Untersuchungen abgebrochen werden mußten.

Die Ganglienzellen

sind in ganz bestimmter Weise, wie weiter unten genauer beschrieben wird, auf die Punktsubstanz (Neuropil) der vier Ganglien (Fig. 17 I—IV) verteilt. In den Augenganglien lassen sich zwei Arten von unipolaren Ganglienzellen unterscheiden: große Zellen, die den Kern und das umgebende Plasma deutlich erkennen lassen und kleine Ganglienzellen, die scheinbar nur aus dem Kern bestehen.

Die großen Ganglienzellen (Fig. 17 *gr.G. Z*) haben keulenförmige Form und besitzen nur einen ziemlich breiten Fortsatz, sind also unipolar. Ihr mittelständiger Kern hat meistens ebenfalls kolbenförmiges, manchmal aber rundliches Aussehen und besitzt eine derbe Membran, die den Kerninhalt von dem Zellplasma deutlich abhebt. Das Chromatin ist in sehr feinkörnigem Zustand über den ganzen Kern verteilt, größere Chromatinbrocken kommen nicht vor. Das Plasma ist durch-

setzt von vielen großen Körnern (Nissl-Körper), die scheinbar sich in konzentrischer Anordnung um den Kern lagern. Das Axon besteht aus meist geraden, vielfach aber schlangenförmig gebogenen Neurofibrillen.

Die kleinen Ganglienzellen (Fig. 17 *kl.G.Z*) sind sehr plasmaarm und bestehen zum größten Teil nur aus dem äußerst chromatinreichen, dunklen Kern. Auch sie sind unipolar, doch ist ihr Axon schmäler als bei den großen Ganglienzellen. Nähere Mitteilungen über ihr Plasma, Neurofibrillenverlauf ... könnten nur gegeben werden auf Grund ausführlicher, spezieller Nervenmethoden, die aber meines Erachtens bei diesen kleinen Ganglienzellen wegen ihrer geringen Größe und der äußerst dicht gedrängten, unregelmäßigen Anordnung (vgl. Fig. 17 *kl. G. Z*) wenig Erfolg versprechen.

Außer diesen beiden Arten von Ganglienzellen finden sich in geringer Anzahl noch andere Zellen, die nach ihrer Größe vielleicht als mittlere Ganglienzellen zu bezeichnen wären; diese können aber nicht als besondere, scharf umgrenzte Art, sondern vielmehr nur als Übergangsformen zu den großen wie den kleinen Ganglienzellen angesehen werden.

Die Anordnung und Verteilung der Ganglienzellen auf die vier Ganglien ist beim Flußkrebs eine ganz bestimmte und durchaus regelmäßige.

Die kleinen Ganglienzellen, welche in großer Mehrheit vorkommen, sind hauptsächlich an der rostraden Seite des II. und III. Ganglions (Fig. 17 *kl. G. Z*) vorhanden. In distaler Richtung dehnen sie sich aus bis zur rostraden Ecke des I. Ganglions und reichen proximad bis etwa unter die proximale Seite des III. Ganglions. Sie finden sich ferner noch an der caudaden Seite des III. Ganglions, die sie in mehrschichtiger Lage bogenförmig umfassen. An den übrigen Seiten dieser beiden (II und III) und des I. und IV. Ganglions kommen sie nicht vor.

Die großen Ganglienzellen sind in geringer Anzahl an der rostraden Ecke des bogenförmigen, II. Ganglions zwischen den kleinen Ganglienzellen verteilt; sie fallen sofort auf durch ihre hellere Farbe, die durch den geringen Chromatinreichtum ihrer Kerne hervorgerufen wird. In der Hauptsache umgeben sie die rostrade Seite des IV. Ganglions und (Fig. 17 *gr.G. Z*) bedecken ferner seine distal-caudad gelegene Fläche.

Die mittleren Ganglienzellen liegen überall zwischen den beiden andern Zellenarten verteilt, so daß eine genauere Ortsangabe unmöglich ist.

In der Literatur sind über den feineren, histologischen Bau der Ganglienzellen der optischen Ganglien der Arthropoden wenig Einzelheiten vorhanden, man hat sich im allgemeinen nur auf ihr grob morphologisches Aussehen beschränkt.

Parker (1895) unterscheidet apolare und unipolare Ganglienzellen; die letzteren teilt er ein in die großen Zellen mit einem derben, langen Axon und die kleinen Zellen mit einer dünnen, kurzen Achsenfaser.

Auch ich habe die unipolaren Zellen nach ihrer Größe und zweitens aber hauptsächlich nach ihrem Bau (Kern und Plasma) unterscheiden können, doch stimmen Parkers Angaben über die Länge der Axone nicht mit meinen Beobachtungen überein, obgleich seine Methylenblaupräparate diese Verhältnisse vielleicht besser gezeigt haben.

Seine Behauptung, daß die großen Ganglienzellen schon deshalb die längsten Ausläufer besitzen müßten, weil sie das IV. Ganglion bedeckten und weil ihre Fasern den Nervus opticus bildeten, ist nicht ganz zutreffend. Es kommen nämlich auch im II. Ganglion große Zellen vor und zweitens entsenden auch kleine Zellen (z. B. des III. Ganglions) Ausläufer in den Nervus opticus (vgl. Parker 1895, S. 46).

Über die »apolar cells« kann nichts ausgesagt werden, da ich sie nicht habe feststellen können. Nach Parker besitzen diese Ganglienzellen keinen Fortsatz und unterscheiden sich von den andern Zellen durch größere Klarheit ihrer Umrisse. Parker glaubt die apolaren Ganglienzellen als Jugendformen auffassen zu können, die allmählich zu den unipolaren Zellen heranwachsen, ja sogar noch an Größe zunehmen, wenn das Tier »has reached his maturity«.

Da Parker die Stellen, an denen diese apolaren Ganglienzellen auftreten, nicht näher bezeichnet hat, wurde die Nachprüfung erschwert. Doch trotz genauester Durchsicht der ganzen Ganglien konnten sie nicht gefunden werden, auch waren keine Zellen vorhanden, die »wegen größerer Klarheit ihrer Umrisse« mit jenen verglichen werden konnten. Neuerdings ist man überhaupt der Ansicht, daß die als »apolar« bezeichneten Ganglienzellen solche sind, welche infolge schlechter Konservierung ihren Fortsatz nicht erkennen lassen.

Viallanes (1884) fand bei *Palinurus vulgaris* nur unipolare Ganglienzellen, die in allen Größen vorkamen und sich nicht in bestimmte Arten einteilen ließen.

Dohrn (1908) gibt einige Mitteilungen über den morphologischen Bau der Ganglienzellen bei *Pasiphaea metriomma* Doflein in lit. Er unterscheidet große, mittlere und kleine Zellen; bei *Astacus* ist jedoch

eine Einteilung in diese drei Arten nicht möglich, da die mittleren Zellen so stark in der Größe wechseln, daß sie als Übergangsformen zu den kleinen als auch großen angesehen werden müssen.

Das I. optische Ganglion.

Auf den subocularen Raum folgt in proximaler Richtung (Fig. 17) das erste optische Ganglion (*I*), das in ähnlicher Weise wie die Retina in konvex gebogener Form verläuft. Man kann es vergleichen mit einem Ausschnitt aus einem konzentrischen Kreisring, der aber nicht symmetrisch zum Auge liegt, sondern dessen rechte Hälfte die größere ist.

Bei näherer Betrachtung kann man an dem I. Ganglion vier Schichten erkennen, die nach PARKER (1895) in ähnlicher Weise bezeichnet werden sollen.

Distal liegt die äußere Zellschicht (Fig. 18 *äu.Z.sch*); auf diese folgen proximad die Fibrillen- oder Faserschicht (*Fa.sch*), die innere Zellschicht (*in.Z.sch*) und schließlich die Neuropilschicht (*N.sch*).

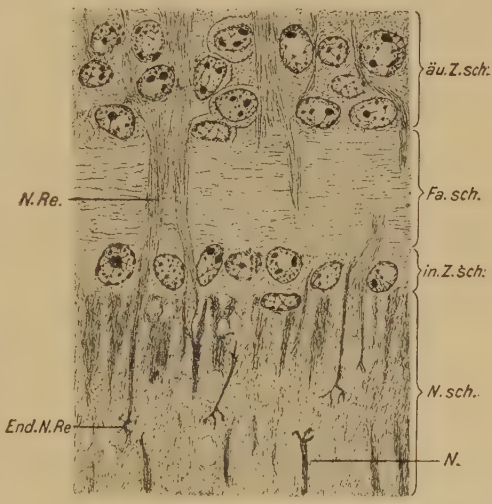


Fig. 18.

Längsschnitt durch das erste optische Ganglion. *äu.Z.sch*, äußere Zellschicht; *Fa.sch*, Faserschicht; *in.Z.sch*, innere Zellschicht; *N.sch*, Neuropilschicht; *N.Re*, Nervenfaser der Retinulazelle (Retinafaser); *End.N.Re*, Endigung einer Retinafaser; *N*, Nervenfaser.

Die äußere Zellschicht

besteht aus mehreren, in unregelmäßiger Weise übereinander gelagerten Zellen, deren Kerne ovale oder rundliche Form besitzen. Diese sind ziemlich reich an feinkörnigem Chromatin mit nur wenigen Nucleombrocken und lassen oft Hohlräume erkennen. Zellgrenzen sind nur sehr schwer sichtbar, da das umgebende fibrilläre Gewebe diese stark verwischt.

Durch die Zellen schieben sich die von den Retinulae kommenden Nervenfasern (*N.Re*), teils zu Bündeln vereint, teils einzeln hindurch, ohne jedoch mit den Zellen irgend eine Beziehung zu haben.

Die Faserschicht

setzt sich ausschließlich aus transversal verlaufenden Fibrillen zusam-

men, die niemals zu Bündeln vereinigt sind; sie enthält, was besonders hervorgehoben werden soll, keine Zellkerne. In dieser Schicht läßt sich der Verlauf der Nervenfasern (*N.Re*) weiterhin verfolgen. Die Nervenfaser (*N.Re*) bestand an der proximalen Seite der distalen Zellenlage (*äu. Z.sch*) aus den Neurofibrillenbündeln von zwei Retinulae, die sich aber in der Fibrillenschicht (*Fa.sch*) teilen, um als getrennte Fasern durch die dritte Zone (*in. Z.sch*) in das Neuropil (*N.sch*) einzutreten, wo sie endigen (*End.N.Re.*). Die (Fig. 18) rechts liegenden Nervenfasern sind nur wegen der Schnittrichtung nicht in ihrem ganzen Verlauf sichtbar.

Die innere Zellschicht

unterscheidet sich von der äußeren durch die einschichtige, regelmäßige Lage der Neurogliazellen, denn beide Zellschichten bestehen, wie Parker (1895) zuerst vermutet hat und weiter unten genau bewiesen wird, ausschließlich aus Bindegewebszellen. Auch sie sind in einem fibrillären Gewebe eingebettet und lassen ihre Zellgrenzen schwer erkennen; ihre Kerne sind von einer deutlich sichtbaren Kernmembran umgeben und sind etwas kleiner als die der distalen Zellschicht.

Beide Schichten vereinigen sich an den rostraden und caudaden Seiten (Fig. 17), bilden also einen Ring oder — als Körper betrachtet — eine Kapsel, die in ihrer Mitte mit der Faserschicht ausgefüllt ist.

Die Neuropilschicht

ist für die Deutung der Funktion und Aufgabe des ersten Ganglions von größter Wichtigkeit. Sie ist so dick, als die drei ersten Schichten zusammen und besteht aus säulenförmigen Neurofibrillenbündeln (nach Viallanes »Neurommatidien«) und aus der Punktsubstanz (Neuropil). Die von den Retinulae kommenden Nervenfasern endigen hier (*End.N.Re*), und ferner gehen von der proximalen Seite die Nervenfasern aus, die das I. mit dem II. Ganglion verbinden.

Bevor diese Behauptungen genauer und ausführlicher bewiesen werden, soll zuerst auf die Bedeutung der drei ersten Schichten hingewiesen werden, da dies für das Verständnis der vierten Zone unbedingt notwendig ist.

Die Ansichten über die Funktion und den Bau des ersten optischen Ganglions der Arthropoden, besonders der Crustaceen, sind sehr geteilt. »Ein Teil der Untersucher betrachtet es als noch zum eigentlichen Auge gehörig, und nennt es Retinaganglion, so z. B. Berger und Trojan, andere halten es für ein selbständiges Gebilde und rechnen es so wie die übrigen optischen Ganglien zum Gehirn« (Leder 1914).

Beim Flußkrebs besteht die innere und äußere Zellschicht (Fig. 18)

des ersten Ganglions aus typischen Neurogliazellen, denn sie sind von diesen in keiner Weise zu unterscheiden, sowohl was Zellform als auch Beschaffenheit des Kernes anbelangt. Dies konnte einwandfrei nach meinen Präparaten festgestellt werden. Es ließe sich jedoch noch einwenden, daß die einfachen histologischen Untersuchungsmethoden nicht genügten und daß ein Beweis nur durch die Methylenblau- oder Golgimethode erbracht werden könnte.

Diesen hat PARKER (1895) geliefert, denn seine Methylenblaupräparate zeigten ganz klar, daß die Zellen keine Fortsätze, Achsenfaser ... besitzen und daher keinesfalls als Ganglienzellen anzusehen sind. Durch PARKERS Methylenblaupräparate und meine mit gewöhnlichen Methoden gewonnenen Resultate, die als exakt gelten können und denen man keine »Launenhaftigkeit« vorwerfen kann, ist wohl bei *Astacus fluviatilis* die Frage dahin entschieden, daß die innere und äußere Zellschicht des ersten optischen Ganglion aus Neurogliazellen besteht.

Bei den übrigen Crustaceen sind die Verhältnisse noch nicht geklärt. Während BERGER (1878), RADL (1900) bei *Squilla* und GRENACHER (1879) bei *Mysis* diese Zellschichten als Bindegewebszellen ansehen, hält VIALLANES (1892a, S. 395) sie bei *Palinurus* für Ganglienzellen. Bei *Palaemon squilla* sind außer den Neurogliazellen noch Ganglienzellen vorhanden, wie behauptet wird in einer neueren Untersuchung von TROJAN (1913), der »gerade bezüglich des ersten Ganglions mit PARKER polemisiert ...« (LEDER).

TROJAN beschreibt bei *Palaemon* die distale Schicht des ersten Ganglions folgendermaßen: »Eine Neurogliakapsel von einschichtiger Dicke und einschichtigem Boden schließt ein Polster von Ganglienzellen ein. Eng nebeneinander ziehen die Nervenfaserbündel durch diese Kernzone hindurch.« TROJAN glaubt, PARKER habe deshalb die Ganglienzellen übersehen, weil er nicht »nach Zellstrukturen differenziert« habe, und ferner »waren es« — so schreibt TROJAN — »keine Medianschnitte durch das Auge, nach denen PARKER seine Diagnose gestellt hat«.

Alle diese Einwände TROJANS, die aber nicht durch Untersuchungen am Flußkrebs bewiesen wurden, sind selbstverständlich genau geprüft worden, doch kann ich meinen oben gemachten Angaben nichts hinzufügen, sondern sie nur bestätigen: Bei *Astacus fluviatilis* bestehen die oberen Zellschichten (Fig. 18) des ersten optischen Ganglions aus typischen Neurogliazellen, wie sie zwischen den übrigen Ganglien vorkommen, und zwischen diesen beiden Lagen, d. h. in der Faserschicht, befinden sich keine Ganglienzellen.

Die andere, noch ungeklärte Frage ist, ob die Endigung der von den Retinulae kommenden Nervenfasern im I. Ganglion zu suchen sei oder ob sie durch diese hindurchgehen und erst in tieferen Centren enden.

Auch diese Frage kann nur gelöst werden, wenn die gewöhnlichen histologischen Präparate und Golgi-Objekte dasselbe gleiche Ergebnis liefern. Denn die letzte Methode allein würde nicht genügen, da man bei dieser nie wissen kann, ob das Bild wirklich vollständig ist oder ob nur ein Teil der Nervenfasern gefärbt ist.

An vielen mit Maximow konservierten und mit Heidenhains Eisenhämatoxylin überfärbten Präparaten konnte nun ganz einwandfrei festgestellt werden, daß die Retinafasern im Neuropil (*N.sch*) des ersten Ganglion endigen (Fig. 18 *End.N.Re*) und sich aufsplittern; zweitens wurde gefunden, daß von hier andere Nervenfasern (*N*) ausgehen, die das erste mit dem zweiten Ganglion verbinden (Fig. 17). Manchmal gehen scheinbar an gewöhnlichen Präparaten auch Retinafasern durch das erste Ganglion hindurch (vgl. Trojan 1913), doch zeigen die Heidenhain-Präparate stets ohne Ausnahme ein Bild, wie es Fig. 18 wiedergibt. Es ist zwar möglich, daß diese Methode die Endigungen der eintretenden und austretenden Nervenfasern nicht bis in die feinsten Einzelheiten wiedergibt, doch genügen sie vollkommen, um zu beweisen, daß die Nervenfasern der Retinulae im ersten Ganglion endigen.

Zur Bestätigung meiner Behauptung kann wiederum auf Parker (1895) Bezug genommen werden, der an Golgipräparaten ganz einwandfrei die Endigung der Retinafasern im ersten Ganglion feststellen konnte; ferner hat er ebenfalls bewiesen, daß hier diejenigen Nervenfasern entspringen, die das erste optische Ganglion mit dem zweiten verbinden. Nach dieser Feststellung, die durch Präparate, welche mit zwei verschiedenen Methoden behandelt wurden, ermöglicht wurde, kann für den Flußkrebs auch die zweite Streitfrage als gelöst betrachtet werden.

Es erscheint aber trotzdem wohl angebracht, diese Ergebnisse zu vergleichen mit den Beobachtungen, die bei andern Krebsen gemacht wurden, um vielleicht einer Lösung der Fragen näher zu kommen.

Trojan (1913) hat bei *Palaemon squilla* eine Endigung der Retinafasern nicht feststellen können, sondern hat sie durch die ganze Dicke der Punktsubstanz verfolgt. Allerdings gibt der Autor zu — und das ist meiner Ansicht nach sehr wichtig — daß er nicht behaupten könne, ob alle Fasern diesen Verlauf nähmen oder ob nicht ein Teil sich in Dendriten auflöse.

Leder (1914) hat bei *Daphnia* gefunden, daß sich in der Punkt-

substanz des ersten Ganglions die Sehfasern in »äußerst feine, zahlreiche Fibrillen« aufteilen; er hat also »eine Umschaltung im ersten Ganglion feststellen« können.

Ähnliche Verhältnisse liegen vor bei *Aeschna*-Larven, denn Zawarzin (1914) beschreibt, daß »in das erste Ganglion die Fasern aus dem Auge (postretinale Fasern) in relativ dicken Bündeln eintreten . . . und in die Marksubstanz eindringen, wo sie in besonderen Verdickungen endigen«.

Alle diese nur ganz kurz mitgeteilten Ergebnisse anderer Autoren sind in ausführlicher Weise von Leder 1914 behandelt, und ich glaube, daß man seine folgende Behauptung wohl als richtig ansehen darf: »Bei Insekten, wie bei den Crustaceen endet das Neuron I. Ordnung (Retinalneuron) im ersten Ganglion. Es wird hierauf auf Neurone II. Ordnung umgeschaltet.«

Nach diesen eingehenden Bemerkungen, die aber zum Verständnis des Folgenden nötig sind, kann eine weitere Beschreibung der Neuropilschicht des vierten Ganglions erfolgen. Diese besitzt (s. S. 698) viele radiär angeordnete Fibrillenbündel, Neurommatidien (»Pallisaden« nach Trojan), die dem ganzen Ganglion ein recht charakteristisches Aussehen verleihen. Sie stimmen in Zahl ungefähr überein mit der Anzahl der Augenkeile und zeigen eine äußerst verwickelte Struktur. Diese rührt wohl daher, daß die feinsten und allerfeinsten Fibrillen der Endigungen der ein- und austretenden Nervenfasern miteinander in Verbindung treten und so dieses knäuelförmige Gewirr von Fibrillen ergeben.

Auf die Befunde anderer Autoren soll nicht näher eingegangen werden, da diese ausführlich von Leder miteinander verglichen worden sind.

Es ist also, um es zum Schluß nochmals kurz hervorzuheben, nicht daran zu zweifeln, daß beim Flußkrebs die von den Retinulae kommenden Nervenfasern im ersten Ganglion endigen und daß von diesem andere Fasern (Neurone II. Ordnung) ausgehen, um das erste mit dem zweiten Ganglion zu verbinden. Das erste Ganglion ist also, wie die übrigen drei, ein völlig selbständiges Centrum und kann nicht als Retinaganglion bezeichnet werden.

Die Ganglien II, III, IV.

Der Bau der übrigen Ganglien soll nicht so ausführlich dargestellt werden, als dies beim ersten optischen Ganglion geschehen ist, da diese eine viel einfachere Beschaffenheit besitzen und im wesentlichen nichts Neues bieten.

An der proximalen Fläche der Neuropilschicht des ersten Ganglions entspringen (S. 701) die Nervenfasern (Fig. 18 *N*) der Neurone II. Ordnung, welche das erste Ganglion mit dem zweiten verbinden und in diesem endigen. Auf diese folgen die Neurone III. Ordnung, deren Endigung in dem dritten Ganglion zu suchen ist. Die Fibrillen der Fasern dieser Neurone III. Ordnung werden in diesem Ganglion umgeschaltet auf diejenigen der Neurone IV. Ordnung, welche sich bis in das vierte Ganglion erstrecken und von dort den Reiz weitergeben auf andere Ganglienzellen, welche die Verbindung mit dem Gehirn herstellen.

Der Verlauf der Axone ist kein gerader, und sie verbinden nicht in kürzester Linie die Ganglien, sondern kreuzen sich in durchaus regelmäßiger Weise. Die in der Mitte gelegenen Nervenfasern (und Nervenfaserbündel) gehen in distal-proximaler Richtung durch (Fig. 17 bei allen Kreuzungen sichtbar). Die von der caudaden Seite kommenden Achsenfasern verlaufen nach der rostraden und umgekehrt führen die rostrad entspringenden Nervenfasern zu der caudaden Seite. Diese Kreuzungen finden sich in sehr ähnlicher Weise zwischen dem I. und II., II. und III., III. und IV. Ganglion; besonders gut ausgeprägt ist sie zwischen dem ersten und zweiten Ganglion, und diese soll deshalb näher beschrieben werden.

Einzelne Nervenfasern, die an dem proximalen, caudaden Ende des ersten Ganglions liegen, treten auf direktem Wege in das zweite Ganglion ein (Fig. 17); andere aber verlaufen von rechts oben nach links unten, wie das besonders ein Nervenfaserbündel zeigt, das ebenfalls diesen Weg nimmt und sich bis zur rostraden Fläche des zweiten Ganglions verfolgen läßt. Die an der rostraden Seite des ersten Ganglions austretenden Fasern gehen nach der caudaden, wie übrigens ohne weiteres aus Fig. 17 hervorgeht. Einen direkten Weg nehmen nur die in der Mitte der Augenachse befindlichen Nervenfasern

Die zugehörigen Ganglienzellen befinden sich in dem rostrad gelegenen Zellhaufen, und zwar entsenden die in Höhe des zweiten Ganglions gelegenen Zellen ihre Axone nach der caudaden Richtung hin, während die Ganglienzellen der von der rostraden Seite kommenden Achsenfasern in dem distalen Teil des Zellhaufens zu suchen sind. Zwischen beiden liegen — wie Parker in einem Diagramm wiedergibt — diejenigen Zellen, deren Fortsatz in distal-proximaler Richtung verläuft. Alle diese Ganglienzellen sind Neurone zweiter Ordnung.

Das zweite optische Ganglion

ist leicht konvex gebogen und bedeutend größer als das erste; während bei letzterem die rostrade Ecke tiefer lag als die caudade, ist dies bei

dem zweiten Ganglion gerade umgekehrt. Es besteht in der Hauptsache aus der Punktsubstanz und den zugehörigen Ganglienzellen. (Nach Radl [1902] versteht man unter Punktsubstanz [Leydig], Marksubstanz [Dietl], Neuropil [His], ... ein inniges Netz oder Geflecht von Neurofibrillen, welchen noch »Fäserchen und überhaupt Elemente anderer als nervöser Natur zugemischt sind«.) Ferner kommen noch Neurogliazellen im Innern und rings um das Neuropil vor, doch ist von zwei ausgeprägten Neurogliazellschichten, wie beim ersten Ganglion, keine Rede.

Die Punktsubstanz besteht aus zwei, deutlich gesonderten (distal und proximal gelegenen) Schichten von vielen, vielfach ineinander verflochtenen Neurofibrillen, zwischen denen quergetroffene Nervenfasern liegen, die daher punktförmig erscheinen. In der distalen Hälfte endigen die Neurone II. Ordnung, während von dem unteren Teil diejenigen der III. Ordnung ausgehen.

Die Nervenfasern dieser Zellen kreuzen sich auf ihrem Wege zum dritten Ganglion in ähnlicher Weise, wie es für die Kreuzung der Axone der Neurone II. Ordnung beschrieben worden ist, nur unterscheiden sie sich von ihnen dadurch, daß sie bedeutend kürzer sind. Auch legen sich die einzelnen Fasern mehr zu Bündeln zusammen (Fig. 17).

Die Ganglienzellen der Neurone III. Ordnung liegen in Höhe und an der rostraden Seite des dritten Ganglions, ferner noch in geringer Anzahl an seiner caudaden Fläche.

Das dritte optische Ganglion

ist wohl das einfachste aller vier Ganglien. Es zeigt auf Längsschnitten die Form einer Ellipse, deren Hauptachse kleiner ist als die Breite der übrigen Ganglien (I, II). An den rostraden und caudaden Seiten wird es umschlossen von kleinen Ganglienzellen, während die distale und proximale Fläche mit Neurogliazellen bedeckt ist. Die Hauptmasse des Ganglions besteht fast ausschließlich aus typischer Punktsubstanz, denn sie erscheint vollkommen punktiert (Fig. 17 III) und deutet so auf die quer getroffenen Nervenfasern hin.

Die kleinen Ganglienzellen sind Neurone IV. Ordnung, die ihre Ausläufer in das vierte Ganglion senden. Parker (1895) will ferner gesehen haben, daß die Axone der Ganglienzellen, welche an der caudad-proximalen Ecke dieses Ganglions liegen, sich bis in den Nervus opticus, d. h. bis in das Gehirn erstrecken, was ich nicht nachweisen konnte.

Über die Nervenkreuzung zwischen dem dritten und vierten Ganglion ist wenig zu sagen, denn sie verläuft in ähnlicher und keineswegs abweichender Weise wie bei den andern.

Das vierte optische Ganglion

ist das größte aller Augenganglien von *Astacus* und in mancher Hinsicht auch anders gebaut. Es hat fast kugelige Gestalt, zeigt daher im Längsschnitt rundliche Form und ist umgeben von einem Ring kleiner Neurogliazellen.

In seinem Innern befinden sich außer der Punktsubstanz, die aber heller erscheint als im dritten Ganglion, viele Neurofibrillen und Fibrillenbündel. Diese verlaufen in sehr unregelmäßiger Richtung, erscheinen manchmal kurz, sind oft jedoch in größerer Länge sichtbar.

In diesem Ganglion lösen sich die Fibrillen der Neurone IV. Ordnung auf, und ferner entspringen hier die Axone, welche die Reizleitung zum Gehirn übernehmen. Zu beiden Seiten (besonders an der rostraden) liegen viele, ausschließlich große Ganglienzellen, deren Ausläufer, zusammen mit den Axonen einiger Neurone IV. Ordnung (S. 696) den Nervus opticus bilden, über dessen Bau in einer andern Arbeit berichtet werden soll.

Es ist mir leider nicht möglich gewesen infolge der technischen Schwierigkeiten, die erst durch viele, mühsame und zeitraubende Versuche beseitigt werden konnten, den Bau der Ganglien in allen Einzelheiten und nach allen Richtungen hin vollkommen erschöpfend zu behandeln, wie ich dies beim ersten Ganglion habe tun können, doch wird dies hoffentlich in einer späteren Untersuchung nachgeholt werden.

Zum Schluß der vorliegenden Arbeit sei es mir gestattet, meinem verehrten Lehrer Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt für die Anregung zu derselben und für sein stetes, gütiges Interesse meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Professor Dr. Tönniges und Herrn Privatdozenten Dr. W. Harms bin ich für ihre Unterstützung und die vielen Ratschläge bei Ausführung der Arbeit zu großem Dank verpflichtet.

Marburg, im Oktober 1915.

Literaturverzeichnis.

1. Berger, E., Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. I. 1878.
2. Bütschli, O., Untersuchungen über Strukturen, insbesondere über Strukturen nichtzelliger Erzeugnisse des Organismus und über ihre Beziehungen zu Strukturen, welche außerhalb des Organismus entstehen. (Astacuspanzer.) Leipzig 1899.
3. Carrière, J., Die Sehorgane der Tiere. München 1885.
4. — Bau und Entwicklung des Auges der zehnfüßigen Crustaceen und der Arachnoiden. Biol. Ctrbl. Bd. IX. 1889.
5. Chun, Carl, Atlantis, in: Bibliotheca zoologica. Heft 19. 1896.
6. Claparède, E., Zur Morphologie der zusammengesetzten Augen der Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. X. 1860.
7. Congdon, E. D., The Effect of Temperature on the Migration of the Retina. Pigment in Decapod Crustaceans. Journ. of Exper. Zool. Vol. IV. 1907.
8. Deegener, P., Sinnesorgane in: Handb. d. Entomologie. Bd. I. Jena 1913.
9. Demoll, R., Die Augen von Alciopa cantrainii. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XXVII. 1909.
10. — Über die Augen und Augenstielreflexe von *Squilla mantis*. Dieselbe Ztschr. Bd. XXVII. 1909.
11. — Referat über die Arbeiten 9, 10, 12, 13 im Zool. Ztrbl. Bd. XVII. 1910.
12. — Die Physiologie des Facettenauges. Ergebnisse u. Fortschr. der Zool. Bd. II. 1910.
13. — Über die Wanderung des Irispigmentes im Facettenauge. Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. Bd. XXX. 1911.
14. Dietrich, W., Die Facettenaugen der Dipteren. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXXII. 1909.
15. Doflein, F., Brachyura, in: Wiss. Erg. Deutsch. Tiefsee-Exp. Bd. VI. 1904.
16. Dohrn, R., Über die Augen einiger Tiefseemacruren. Diss. Marburg. 1908.
17. Exner, S., Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien 1891.
18. v. Frisch, K., Studien über die Pigmentverschiebung im Facettenauge. Biol. Ctrbl. Bd. XXVIII. 1908.
19. Gerstaecker, A. und Ortmann, A. E., Decapoda, in: Bronn: Klassen und Ordn. d. Tierr. Bd. V. 2. Abt. 1901.
20. Giesbrecht, W., Crustacea: Im Handb. d. Morph. d. wirbell. Tiere. Bd. IV. Jena 1913.
21. Gottsche, C. M., Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Auges der Krebse und Fliegen. Arch. f. Anat. u. Phys. 1852
22. Grenacher, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen 1879.
23. Herrick, F. H., The Development in the Compound Eye of Alpheus. Zool. Anz. Bd. XII. 1889.
24. — Alpheus: A Study in the Development of Crustacea. Mem. Nation. Acad. Sc. Washington. Vol. V. 1892.

25. Herrick, F. H.. Natural History of the American Lobster. Bull. of the Bureau of Fisheries. Vol. XXIX. In: House Documents. Vol. LXXXI. Washington 1911.
26. Hess, C., Gesichtssinn. In: Handb. d. vergl. Phys. Bd. IV. Jena 1913.
27. Hesse, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX. 1901.
28. — VIII. Weitere Tatsachen. Allgemeines. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXII. 1902.
29. — Das Sehen der niederen Tiere. Jena 1908.
30. — Sinnesorgane, in: Handw. d. Naturw. Bd. IX. 1913.
31. Huxley, Ph., Der Krebs: Eine Einführung in das Studium der Zoologie. Leipzig 1881.
32. Keim, W., Das Nervensystem von Astacus fluviatilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXIII. 1915.
33. Kirchhoffer, O., Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer. Arch. f. Biontologie. Bd. II. Berlin 1908.
34. Korschelt, E. und Heider, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spez. Teil. Heft II. Jena 1892.
35. Leder, H., Bemerkungen über den feineren Bau des ersten optischen Ganglions bei den Crustaceen. Zool. Anz. Bd. XXXXIV. 1914.
36. Leydig, Fr., Zum feineren Bau der Arthropoden. Archiv f. Anat. u. Phys. 1855.
37. — Lehrbuch der Histologie. Frankfurt 1857.
38. — Das Auge der Gliedertiere. Tübingen 1864.
39. Müller, J., Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtsinnes der Menschen und Tiere. Leipzig 1826.
40. — Fortgesetzte anatomische Untersuchungen über den Bau der Augen bei den Insekten und Crustaceen. Arch. f. Anat. u. Phys. 1829.
41. Newton, E. T., The Structure of the Eye of the Lobster. Quart. Journ. of Micr. Sci. Vol. XIII. New Series. 1873.
42. Parker, G. H., The Histology and Development of the Eye in the Lobster. Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard Coll. Vol. XX. 1890.
43. — The Compound Eye in Crustaceans. Dies. Zeitschr. Vol. XXI. 1891.
44. — A Method for Making Paraffine Sections from Preparations, stained with Ehrlichs Methylenblau. Zool. Anz. 15. Jahrg. 1892.
45. — The Retina and Optic Ganglia in Decapods, especially in Astacus. Mitt. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. XII. 1895.
46. — Photomechanical Changes in the Retinal Pigment of Palaemonetes, and their Relations to the Central Nervous System. Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard College. Vol. XXX. 1897.
47. — The Photomechanical Changes in the Retinal Pigment Cells of Gammarus. Dies. Zeitschr. Vol. XXX. 1899.
48. Patten, W., Eyes of Mollusces and Arthropods. Mitt. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. VI. 1886.
49. — Eyes of Molluscs and Arthropods. Journ. of Morph. Vol. I. 1887.
50. Pütter, A., Organologie des Auges, in: Graefe-Saemisch, Handb. d. ges. Augenheilk. Teil I. 1908.

51. Radl, E., Untersuchungen über den Bau des Tractus opticus von Squilla mantis und anderen Crustaceen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVII. 1900.
52. — Über spezifische Strukturen der nervösen Zentralorgane. Dies. Zeitschr. Bd. LXXII. 1902.
53. — Neue Lehre vom Zentralnervensystem. Leipzig 1912.
54. Reichenbach, H., Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flußkrebses. Abh. d. Senck. Naturforsch. Ges. Bd. XIV. 1886.
55. Röseler und Lamprecht, Handbuch für biologische Übungen. Berlin 1914.
56. Rosenstadt, Beiträge zur Kenntnis des Baues der zusammengesetzten Augen bei Decapoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896.
57. Schmidt, W., Die Muskulatur von Astacus fluviatilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXIII. 1915.
58. Schneider, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie. Jena 1902.
59. — Histologisches Praktikum der Tiere. Jena 1908.
60. Schultze, M. S., Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten. Bonn 1868.
61. Stefanowska, M., La disposition histologique du pigment dans les yeux des Arthropodes sous l'influence de la lumière directe et de l'obscurité complète. Génève 1889.
62. Szczawinska, W., Contribution à l'étude des yeux de quelques Crustacés et Recherches expérimentales sur les mouvements du pigment granuleux et des cellules pigmentaires sous l'influence de la lumière et de l'obscurité dans les yeux des Crustacés et des Arachnides. Arch. de Biol. Tome X. 1890.
63. Trojan, E., Das Auge von Palaemon squilla. Denkschr. Kais. Akad. Wiss. math.-naturw. Klasse. Bd. LXXXVIII. Wien 1913.
64. Viallanes, H., Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organs des sens des animaux articulés. Ann. Sci. Nat. (6). T. XVII. 1884.
65. — Recherches anatomiques et physiologiques sur l'œil Composé des Arthropods. Dies. Zeitschr. Zool. T. XIII. 1892.
66. — Contribution à l'histologie du système nerveux des Invertébrés: la lame ganglionnaire de la Langouste. Dies. Zeitschr. Zool. T. XIII. 1892.
67. Zawarzin, A., Histologische Studien über Insekten. IV. Die optischen Ganglien der Aeschna-Larven. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CVIII. 1914.
68. Zimmermann, K., Über die Facettenaugen der Libelluliden, Phasmiden und Mantiden. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. XXXVII. 1914.

Lebenslauf.

Am 6. August 1891 wurde ich, Hilrich Bernhards, reformierter Konfession und preußischer Staatsangehörigkeit, als Sohn des verstorbenen Konditors M. W. Bernhards und seiner Ehefrau Afkea, geb. Alberts zu Weener (Ostfriesland) geboren. Vom sechsten Jahre an besuchte ich die Volksschule zu Leer (Ostfriesland), dem späteren Wohnsitz meiner Eltern, und trat dann mit dem zehnten Lebensjahre in das Kgl. Realgymnasium zu Leer ein, das ich Ostern 1911 mit dem Zeugnis der Reife verließ.

Ich wandte mich dem Studium der Naturwissenschaften und Mathematik zu, mit besonderer Berücksichtigung der biologischen Fächer. Ich bezog nacheinander die Universitäten Marburg (S.S. 1911—S.S. 1912), Berlin (W.S. 1912/13) und Marburg (S.S. 1913—W.S. 1915/16). Seit August 1913 bin ich mit Abfassung dieser Arbeit beschäftigt.

Meine akademischen Lehrer, derer ich hier dankbar gedenke, sind:

in Berlin: Blasius, Brauer, Deegener, Heymons, Nernst, Planck, Rubens, F. E. Schultze.

in Marburg: Diels, Feussner, Harms, Hellinger, Jaensch, Korschelt, A. Meyer, Neumann, Nordhausen, Richarz, Schenck, F. A. Schultze, Take, Wegener, Zincke.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.